DIE REGENERATION DER GONOPHORE BEI DEN HYDROIDEN

UND ANSCHLIESSENDE BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

TEIL I. ATHECATA

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

EINGEREICHT VON

HERBERT C. MÜLLER
AUS BROMBERG

UNIVERSITY OF ILLINOIS LIBRARY
JAN 25 1913

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1913

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Chun und Pfeffer.

Leipzig, den 24. Mai 1913.

Der Procancellar:
Le Blanc.

Sonderabdruck aus: »Archiv für Entwicklungsmechanik«. 37. Bd., 3. Heft

M91r

Einleitung.

Es ist wohl die bekannteste Tatsache aus dem Gebiete der Regenerationserscheinungen, daß die Hydroidpolypen in dem Gewebe ihres Hydrocaulus eine ausgezeichnete Regenerationskraft besitzen, während die von ihnen aufgeammten Quallen diese Kraft in einem ungleich schwächeren Maße aufweisen, sie ihnen sogar sehr oft völlig fehlt. Meines Wissens sind bisher nur an Thaumantiaden (Häckel) und speziell an *Gonionemus* (Morgan) erfolgreiche Regenerationsversuche angestellt worden.

Meine Untersuchungen richten sich nun darauf, die Gonophore auf ihr regeneratives Verhalten hin zu untersuchen, als Formen, die gemäß ihrem Aufbau und ihrer Entwicklung zwischen den beiden Extremen, Hydrocaulus und Medusen, stehen. Gewöhnlich nimmt mit der steigenden Organisationshöhe die Regenerationsfähigkeit ab; auch findet man gewöhnlich, daß die Organismen in unentwickelten Zuständen eine bessere Regenerationsfähigkeit besitzen, als im Alter; zum Dritten verläuft im allgemeinen das Regenerationsgeschehen so, wie es für den Organismus am zweckdienlichsten ist. Zu der Untersuchung dieser drei, schon oft geprüften, allgemeinen Gesetze bieten die Gonophore der Hydroiden ein äußerst günstiges Studienobjekt. Die Gonophore vom Medusoid bis zum einfachen Sporosac stellen die ver-

schiedensten Abstufungen in der Differenzierung dar und bilden, morphologisch betrachtet, eine fortlaufende Kette von den Medusen nach dem zweischichtigen Gewebe des Hydrocaulus hin, ohne freilich eine so einfache Struktur völlig zu erreichen. Dazu faßt man die Gonophore phylogenetisch als Entwicklungsstadien von Meduse zu Polyp oder umgekehrt auf (wobei es gar nicht darauf ankommt, welcher der beiden Auffassungen man zuneigt). Sodann finden wir in der ontogenetischen Entwicklung, sowohl der Medusenknospen als auch der sessilen Gonophore, alle Stadien der Differenzierung aus einem einfachen, zweischichtigen Gewebe heraus und können daran die Regenerationsfähigkeit in den verschiedensten Alters- und Entwicklungsstufen untersuchen. Was endlich den dritten Punkt meiner Untersuchungen anbelangt, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die geschlechtliche Vermehrung im Leben der Hydroiden ein sehr wichtiger Faktor ist; deshalb vermutete ich bei den Tieren gewisse Schutzmaßregeln gegen den dauernden Verlust von Keimgewebe. Wie weit sich alle diese Ansichten bestätigt haben, soll aus meinen Versuchen hervorgehen.

Es ist merkwürdig, daß derartige Untersuchungen bisher noch nicht angestellt worden sind, trotzdem so viele Versuche aller Art gerade an Hydroiden ausgeführt wurden. Ich muß das einmal aus den technischen Schwierigkeiten, anderseits aus dem zumeist resultierenden Ausbleiben der Regeneration bei den Geschlechtsorganen erklären.

An *Hydra* hat Hadži (11) Versuche über die Regeneration der Eizellen angestellt. Er durchschnitt dabei das Ovarium mitsamt dem Muttertier und fand, daß gewöhnlich die eine Eihälfte die ursprüngliche Größe wieder herstellt, die andere aber degeneriert.

Ferner hat Torrey (28) bei *Corymorpha* gefunden, daß bei der Regeneration von Hydranten auch die Gonophore neu gebildet werden, und zwar auf dieselbe Weise, wie bei normalem Wachstum, während die Tentakel an regenerierenden Hydranten auf andere Art entstehen. Driesch (5) fand ebenfalls bei *Tubularia*, daß Gonophore mitregeneriert werden, falls der abgeschnittene Hydrant solche besaß. Direkt aber sind keine Regenerationsversuche an den Geschlechtsorganen der Hydroiden angestellt worden.

Um nun die mir gestellten Fragen in vollem Maße beantworten zu können, stellte ich meine Versuche nach einem bestimmten Plane an. Ich nahm in der Entwicklung der Gonophore von der ersten Anlage bis zur Ablösung oder Reife drei bis vier Altersstufen an und

bearbeitete diese einzelnen Stadien getrennt voneinander, indem ich sie teils ganz von der Amme, teils sie selbst in den verschiedensten Höhen von der Basis aus abschnitt, sie durch Schnitte oder Druck verletzte und sie in isoliertem Zustande beobachtete, wobei ich sie eventuell auch noch durchschnitt oder zerstörte. Ich gedachte, möglichst sich nahestehende Hydroiden mit abweichendem Bau der Geschlechtsorgane zu benutzen. Leider war dies aus Materialmangel nicht möglich und deshalb habe ich wahllos alle Formen, die mir erreichbar waren, zu den Versuchen verwandt. Ihre genauere Bestimmung war sehr schwierig. Ich gedenke die dabei gewonnenen Resultate in einer späteren Schrift zu veröffentlichen. Es handelt sich um folgende Arten, die ich durch etwa 1700 Operationen, zumeist während des Winters 1911—1912 in der Zoologischen Station zu Neapel, untersuchte:

Athecata.

Podocoryne carnea.
Bougainvillea ramosa und *fruticosa.*
Perigonimus vestitus.
Tubularia larynx und *coronata.*
Coryne pusilla.
Eudendrium insigne und *rameum.*
Cordylophora lacustris.
Pachycordyle fusca.

Thecata.

Halecium flexile.

Clythia johnstoni.
Obelia geniculata, hyalina und *helgolandica.*
Campanularia exigua.
Campanularia compressa.
Sertularella polyzonias.
Plumularia hians und *setacea.*
Aglaophenia pluma, helleri und *Thecocarpus myriophyllum.*

Durch die oben erwähnte Methode meiner Untersuchungen erhielt ich zunächst, bei genügender Wiederholung, ein Bild von dem Regenerationsvermögen der betreffenden Geschlechtsorgane. Ich konnte mich aber nicht ausschließlich auf diese Untersuchungen allein beschränken; denn bei der Beschäftigung mit den Tieren drängte sich mir eine große Fülle von Erscheinungen auf, die in ihren Ursachen

zu erforschen höchst interessant erschien. Ich konnte aber bei weitem nicht allen Fragen gerecht werden, schon aus Materialmangel nicht. So habe ich mich nur in einzelnen Fällen durch das Ergebnis der ersten Versuche zu weiteren Untersuchungen hinleiten lassen, und nur eine Form, *Pachycordyle fusca* nov. spez., habe ich möglichst ausführlich bearbeitet. Infolgedessen sind die einzelnen Kapitel der Arbeit sehr ungleichmäßig und ungleichwertig geworden. Trotzdem erfüllen sie hoffentlich ihren Zweck, eine vergleichende Darstellung der Regeneration der Gonophore bei den Hydroiden zu bringen.

Leider habe ich auf ein Eingehen in die histologischen Verhältnisse in der Hauptsache verzichten müssen. Ich war aber bei allen Versuchen darauf bedacht, sämtliche Stadien des Reaktionsverlaufes nach der Operation zu konservieren und werde das Material später zu einer Ergänzung meiner Resultate verwenden.

Technisches.

Wie schon erwähnt, bietet die technische Seite meiner Untersuchungen große Schwierigkeiten. Ich schnitt die Objekte mit einer ausgeschliffenen Schere oder sehr feinen Messern und flach geschliffenen Nadeln. Sämtliche Operationen und Beobachtungen wurden unter dem Mikroskop bei Anwendung eines bildumkehrenden Prismas gemacht. Alle Zeichnungen, auch die in den Notizen und Protokollen nach den lebenden Objekten, machte ich mit Hilfe des Zeichenapparates.

Sehr schwierig war die Orientierung an den Stämmchen, wegen des häufigen Gewirrs der Äste und der meist großen Anzahl der Gonophore. Mitunter — wie bei *Tubularia* — verbieten diese Umstände überhaupt die Operation eines einzelnen Gonophors. Gewöhnlich isolierte ich ein bis mehrere Stöckchen der Kolonie und legte durch genaue Zeichnung die Lage des operierten Gonophores fest. Wenn es irgend angängig war, operierte ich nur ein Gonophor an jedem Stamm, um nicht zu große Störungen durch den Wundreiz hervorzurufen. Die Tiere hielt ich in einem großen Bassin, wo sie auf einem erhöhten Glasboden standen, um sie bequem für die Beobachtungen herausnehmen zu können.

Um die isolierten Stöckchen aufrecht zu erhalten und sie beim Mikroskopieren festlegen zu können, befestigte ich sie an ihrer Basis in einem Streifen zusammengebogenen Bleies, der nicht störte und es

erlaubte, sie in allen Stellungen fest zu erhalten. Diese Einrichtung erwies sich als ungemein praktisch.

Nach vielen Versuchen konservierte ich meine Objekte nur noch in heißem Sublimat mit Eisessig (nach KAISER), oder in dem Gemisch von Alkohol, Formol und Eisessig nach LAVDOWSKI. Namentlich das letztere hat sich außerordentlich einfach und in jeder Hinsicht zufriedenstellend erwiesen.

Podocoryne carnea Sars.

Vorkommen: *Podocoryne carnea* kommt in der Bucht von Neapel sehr häufig vor. Man findet sie nicht nur auf Schneckenschalen, die von Paguriden bewohnt werden, sondern auch auf solchen, in denen noch die Schnecken selbst sich befinden. Während des ganzen Winters befanden sich die Kolonien in vollster Fortpflanzungstätigkeit.

Über den Polymorphismus bei *Podocoryne carnea*: Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich sehr viele Kolonien mir genau angesehen; es mögen im ganzen etwa 60 bis 70 gewesen sein. Dabei ist mir immer wieder eine geregelte Verteilung der Tiere auf der Schale aufgestoßen, die geeignet ist, ohne weiteres über das Zustandekommen des Polymorphismus Aufschluß zu geben. Meine Beobachtungen erstrecken sich nur auf *Podocoryne carnea*. Von *Hydractinia (echinata)* habe ich einige Sammlungspräparate untersucht, die mir die gleichen Verhältnisse zeigten. Zudem werden beide Formen in biologischer Hinsicht stets identifiziert.

Obgleich die nachfolgenden Erwägungen nicht eigentlich zum Thema meiner Arbeit gehören, will ich sie doch an dieser Stelle wiedergeben, da sie für künftige Untersuchungen von Wert sein können und eine Zersplitterung der Literatur nach Möglichkeit zu vermeiden ist.

Die Verteilung der einzelnen Individuen auf der Schneckenschale ist so, daß die Spiralzooide am Rande der Schalenöffnung sitzen; hinter ihnen, in den durch die Windung am meisten geschützten und vertieften Teilen der Schale sitzen dicht gedrängt die Freßpolypen. An den Stellen, die mehr nach den Wölbungen der Schale hinführen, stehen die Hydranten weiter voneinander entfernt. Sie werden in dem Maße, als sie sich von den Vertiefungen entfernen und ungeschützter liegen, immer kleiner und ihre Tentakel erscheinen rückgebildet. Sie nähern sich also dem Habitus der Ge-

schlechtstiere. Mitunter geht diese rückbildende Umformung so weit, daß man in diesen Tieren die »Dactylozooide« erkennt, die von einzelnen Autoren als besondere Individuengruppe der Podocoryne- und Hydractiniakolonien angesehen werden. Ich will gleich hier betonen, daß man in ihnen nur etwas stärker rückgebildete Freßpolypen zu sehen hat.

Solche mehr oder weniger rückgebildeten Tiere begrenzen die Zone der Freßpolypen. Auf der breiten, gewölbten Fläche der Schale aber — d. h. an den Stellen, die beim Fortbewegen des Wirtstieres über den Boden geschleift werden oder mit den Hindernissen des Meeresbodens ständig in Kollision kommen — sitzen weit verteilt die kleinen Geschlechtspolypen.

Die Schutzpolypen, die »Dorne«, die über die ganze Schale verteilt sind, sind in den Vertiefungen klein und weit auseinander gerückt; sie können dort sogar ganz fehlen. Auf den Wölbungen aber sind sie groß und stehen eng beisammen.

Wir haben also in den Tälern der Schneckenschale die großen, schön ausgebildeten Freßpolypen, während auf den Wölbungen stets nur die kleinen Geschlechtspolypen sitzen. An den Übergängen zwischen beiden Extremen nähern sich beide Formen in ihrem Aussehen.

Die Freßpolypen werden dabei kleiner, ihre Tentakel ebenfalls. Sie können eine so große Reduktion erfahren, daß man sie für eine besondere Kategorie in dem polymorphen Tierstaate erklärt hat. Anderseits werden die Blastostyle, die an den Übergangsstellen auftreten, durch ein höheres Mauerblatt und kräftigere Tentakel ausgezeichnet.

Man kann Geschlechtspolypen vereinzelt am Rande der Freßpolypenzone sehen. Dann hat sich der betreffende Geschlechtspolyp stets besonders gut entwickelt. — Man kann auch Freßpolypen zwischen den Geschlechtspolypen entdecken. Dann haben sie stets das Aussehen eines »Dactylozooides« angenommen. Übrigens muß man in der letzteren Beobachtung vorsichtig sein. Die Geschlechtspolypen machen mitunter eine Pause in ihrer produktiven Tätigkeit oder sie sind noch in der Entwicklung begriffen. In beiden Fällen besitzen sie keine Geschlechtsorgane und sind doch Blastostyle. Erst eine längere Beobachtung kann über den Charakter eines solchen Tieres Aufschluß geben.

Mit dieser Verteilung der Tiere auf der Schneckenschale hängt in sehr natürlicher Weise die Ausbildung des sonst bei Hydroid-

polypen in diesem Sinne nicht vorkommenden Polymorphismus zusammen.

Nehmen wir einmal an, daß alle Hydranten anfänglich die Fähigkeit besaßen, sich zu ernähren und gleichzeitig Medusen zu bilden — der Polymorphismus kann ja nicht von Anfang an bestanden haben —, so mußten naturgemäß die an den gefährdeten Stellen sitzenden Tiere sich gegen Verstümmelungen zu schützen suchen. Einerseits geschah dies durch kräftigere Vermehrung und Größenwachstum der schützenden Dorne; anderseits wurden die Tiere selber kleiner, so daß sie auch in ausgestrecktem Zustande nur wenig über die Dorne hinausragten. Auch ihre Tentakeln mußten stark verkürzt werden, da diese ja am leichtesten Verletzungen ausgesetzt sind. Infolgedessen mußten sie das Fangen von Beutetieren wesentlich einschränken und in den exponiertesten Gegenden der Schale ganz aufgeben. Dagegen hinderte die exponierte Lage die Medusenknospen in keiner Weise an der Entwicklung. Sie wurden an den kleinen, hinter den hohen Dornen verborgenen Hydranten sitzend, nicht gestört, zumal sie sich durch eine zähe, außerordentlich dicke Chitinhülle zu schützen vermögen. Die reduzierten Hydranten können natürlicherweise bei weitem mehr Medusen aufammen, als solche, die sich gleichzeitig noch selbst ernähren müssen, deren Kraft zersplittert wird. Man findet an den Blastostylen gewöhnlich 12 bis 15 Gonophore zu gleicher Zeit, die alle sehr schnell reifen. Es ist erstaunlich, wie viele Medusen eine einzige Kolonie mit wenigen Blastostylen in kurzer Zeit hervorbringen kann.

Da nun diese ganz bestimmte Gruppe von Hydranten die Medusen aufammt, und zwar in ausreichendem Maße, brauchten die übrigen sich nicht mehr mit Gonophoren zu belasten; sie konnten sich also ausschließlich der Ernährung der Kolonie widmen. An den geschützten Stellen der Schneckenschale stehen sie außerordentlich dicht gedrängt und besitzen lange, kräftige Fangfäden. Ein Beutetier, das in die Nähe dieses Waldes von Hydrantenleibern kommt, kann dem Tode nicht entgehen!

So bildete sich der Polymorphismus allmählich aus, der den auf den Wölbungen der Schneckenschale sich entwickelnden Tieren von vornherein die Bestimmung zuschreibt, Medusen aufzuammen, den andern an den geschützten Stellen aber, die Kolonie zu ernähren.

Daß auch die Spiralzooide sich aus den Hydranten umgebildet haben, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ihre Bildung wird mit der

Symbiose der Kolonie mit dem Bewohner der Schneckenschale in Zusammenhang gebracht (Weismann).

Dagegen bin ich über die Entstehung der Schutzpolypen oder Dorne anderer Ansicht, als sie Grobben und Weismann äußern und als sie allgemein herrscht. Man hat daraus, daß die kegelförmigen Horngebilde in ihrem Innern beide Körperschichten enthalten, geschlossen, daß sie rückgebildete Hydranten seien. Wie aber ist es zu erklären, daß in der Kolonie einzelne, verteilte Hydranten sich in so hohem Grade zurückbilden konnten? Eine einfache und plausible Erklärung können wir dafür nicht geben. Denn mechanische Einflüsse können sich in ihrer Wirkung nicht einzelne Hydranten, die zwischen den andern stehen, aussuchen.

Dagegen hat die Annahme, daß die Dorne aus dem Stologewebe als Gebilde sui generis hervorgesprossen sind, bei weitem größere Wahrscheinlichkeit. Wenn der Stolo solche schützende Auswüchse treibt, so ist es doch erklärlich, daß er nicht einen kompakten Chitinkegel ausbildet, sondern daß er seine Epithelien an der betreffenden Stelle ausstülpt und dabei gleichzeitig das Chitin ausscheidet. Deshalb finden wir im Innern beide Körperschichten. Es ist auch zu berücksichtigen, daß der Stolo schon an und für sich ein starkes Perisark besitzt, nicht aber die Hydranten.

Dadurch, daß an bestimmten Stellen immer wieder die bestimmten Gestalten der Polypen entstanden, wurde der Polymorphismus festgelegt. Heute werden die differenzierten Formen von vornherein auf den ihnen zukommenden Bezirken des Stolonengeflechtes angelegt. Nach Peebles (23) regenerieren auch von Stolonenstücken, die aus dem Zusammenhang herausgeschnitten sind, die ihnen zukommenden Polypenformen; dies zeigt, wie weitgehend der Polymorphismus lokal festgelegt ist.

Kommen einmal bei der Anlage der differenzierten Hydranten Verschiebungen vor, so werden die Tiere unter Beibehaltung ihrer spezifischen Tätigkeit in ihrer Form durch die für sie günstigere oder ungünstigere Umgebung beeinflußt. Blastostyle in den Vertiefungen der Schale gelangen zu der Fähigkeit, sich selbst zu ernähren, da einem Vorwärtsschreiten ihres Größenwachstums und der Entwicklung ihrer Fangfäden nichts im Wege steht. Durch das Ausüben der Freßtätigkeit sind sie freilich nicht mehr imstande, ganz so intensiv Gonophore zu bilden und reifen zu lassen, als andere Blastostyle. Ein nutritiver Hydrant aber kann sich zwischen den Dornen der ungeschützten Stellen nur zu der Größe gewöhnlicher Blastostyle aus-

wachsen. Die Fähigkeit, Gonophore zu bilden, kann er jedoch durch seine Rückbildung nicht erlangen.

Die letzten Ausführungen dienen auch dazu, einen geringfügigen Irrtum aufzudecken, der bei einigen Autoren, die über die Regeneration bei *Podocoryne* und *Hydractinia* gearbeitet haben, zu herrschen scheint: Man kann aus den Tentakeln nicht ohne weiteres auf die individuelle Tätigkeit des betreffenden Hydranten schließen. Auch besitzen die Blastostyle am Mauerblatt keine besonderen Kennzeichen, wie Fräulein Peebles es vermeint (23, S. 438). Wie oben erwähnt, kann erst eine längere Beobachtung darüber Aufschluß geben, ob man einen Freß- oder Geschlechtspolypen vor sich hat.

Regeneration.

Technisches: Die Polypen von *Podocoryne carnea* auf der Schneckenschale selbst zu operieren und zu beobachten, ist unmöglich; soweit mir bekannt, wurde dies bei den bisherigen Versuchen dadurch umgangen, daß die einzelnen Tiere basal abgeschnitten und in kleinen Gefäßen gehalten wurden; oder es wurde ein kleines Stück des Stolonengeflechtes mit dem operierten Hydranten von der Schale abgehoben und ebenfalls in kleine Behälter gesetzt.

Beide Versuchsarten sind nicht vorteilhaft. Die isolierten Hydranten sowohl wie die auf einem begrenzten Stück des Stolonengeflechtes sterben bald ab, da ihnen die Ernährung fehlt.

Für meine Versuche löste ich größere Teile der Kolonie von der Schale, so daß ich neben dem Versuchsobjekt noch immer einige Nährpolypen hatte, die ersteres mit Nahrung versorgen konnten. Da nach Hazen (15) nur frische Tiere zu Regenerationszwecken zu gebrauchen sind, verwandte ich nur solche Tiere, die soeben erst aus dem Golfe geholt worden waren. Ich erhielt fast täglich frisches Material; so konnte ich meine Versuche über eine Zeit von 5 Monaten ausdehnen, während welcher fast alle Kolonien sich in vollster Fortpflanzungstätigkeit befanden.

Das Operieren der Gonophore war sehr schwierig wegen ihrer meist sehr dicht gedrängten Stellung am Blastostyl und wegen der schon oben erwähnten starken Perisarkhülle, mit der sie sich umgeben. Ich konnte mich zum Schneiden nur der Schere bedienen, und auch diese glitt immer wieder am Chitin ab, so daß es ein Zufall war, eine Knospe zu durchschneiden, ohne sie vorher stark zu verletzen. Das Abschneiden ganzer Knospen war dagegen verhältnismäßig leicht. — Wegen all der technischen Schwierigkeiten hat ja

Peebles es unterlassen, ihre Versuche an *Podocoryne* auch nur auf Blastostyle auszudehnen, da deren Kleinheit und die Anwesenheit der Geschlechtsorgane es zu schwierig machten, allein das Muttertier zu zerschneiden.

Ich hielt meine Tiere in siebartigen Celluloidkästchen in einem großen Bassin mit fließendem Wasser. Sie wurden daher ständig mit frischem, sauerstoffreichem Wasser umspült und mit Nahrung versorgt.

Um bei der geringen Widerstandskraft der *Podocoryne* gegen fremde Einflüsse sicher zu gehen, wurden an Blastostylen im ganzen 81 Versuche gemacht, und jede Art von Operationen genügend oft wiederholt.

Literatur: Daß für abgeschnittene Blastostyle wieder Blastostyle regeneriert werden, ist durch Fräulein Peebles (23) bekannt. Bei dieser Regeneration werden zuerst die Tentakel angelegt, dann erst die Gonophore. Ich überzeugte mich durch Versuche davon, daß die Ausbildung und Ablösung der Medusen an solchen regenerierten Blastostylen nicht etwa schneller vor sich geht, als an gewöhnlichen. Dies könnte man vermuten, weil durch Regeneration bisweilen Organe schneller gebildet werden können, als durch normales Wachstum (vgl. z. B. *Cordylophora lacustris*, S. 355).

Regeneration ganzer Gonophore: Zunächst wurden Knospen ganz vom Muttertiere abgetrennt, um zu sehen, ob dieses die verloren gegangenen Organe zu regenerieren oder durch andere zu ersetzen imstande ist. Wo sie zu mehreren saßen, wurden entweder alle, oder nur eins, oder nur die jungen, oder nur die alten abgeschnitten.

Nie tritt nach solchen Operationen Regeneration ein oder auch nur der Ansatz dazu; ebensowenig wird der Verlust durch Neuanlage an anderer Stelle ersetzt. Werden alle Knospen abgeschnitten, so kann es wohl vorkommen, daß noch ein oder zwei Gonophorenanlagen kurz nach der Operation sichtbar werden, die sich bis zum Tode des Muttertieres[1]) normal entwickeln. Es sind dies, nach der Zeit ihres sichtbaren Auftretens zu urteilen, Knospen, deren Anlage schon vorbereitet war, die als kleine Ausstülpungen des Körperepithels schon zur Zeit der Operation zwischen den älteren Anlagen

[1]) Die zu den Operationen verwendeten Tiere starben nach längerer oder kürzerer Zeit stets ab, auch wenn ihre Nachbarn keinerlei Störungserscheinungen zeigten. Dieser Tod ist als eine direkte Folge der durch die Operationen verursachten Störungen anzusehen (vgl. *Pachycordyle fusca*, Depressionen nach Operationen, S. 379).

existierten, aber infolge ihrer Kleinheit von den Narben der abgeschnittenen Gonophore nicht unterschieden werden können.

Regeneration von Gonophorstücken: Wenn die Gonophore selbst durchschnitten werden, so verheilen die Wundflächen rasch, indem die äußerste Körperlamelle — das Ektoderm der künftigen Exumbrella — darüber hinwächst. Dann aber, gleichgültig ob es sich um junge oder alte Gonophore handelt, wird der Rest der Knospe vom Muttertier resorbiert. Nur wenn die Medusenknospe so alt ist, daß sie angefangen hat, schwach zu pulsieren und ihre Tentakel etwas hervorgestreckt hat, so löst sich der nach dem Schneiden übriggebliebene Teil nach einiger Zeit los und fällt zu Boden, falls die Verletzung nicht so geringfügig war, daß sie die Meduse am Schwimmen nicht hindert; wenn dies der Fall ist, schwimmt die abgelöste Qualle davon.

Die Resorption der Knospen geht so vor sich, daß sich das Manubrium abflacht und in das Gewebe der Umbrella übergeht. Dieses selbst erfährt eine Rückdifferenzierung und wird unter ständiger Verkleinerung der Kugelform in das Gewebe des Ansatzstieles und damit des Polypen aufgenommen. Alle später erwähnten Resorptionen von Gonophoren bei *Podocoryne carnea* gehen auf dieselbe Weise vor sich.

Einschnitte in den Stiel: Werden in dem während der Entwicklungszeit breiten Ansatzstiel des Gonophors Einschnitte gemacht, die ihn fast völlig durchtrennen, so verharschen die Wunden rasch und vollständig, ohne daß an dem Geschlechtstier irgendwelche Folgen des Eingriffs bemerkbar werden.

Einschnitte in das Gonophor: Werden solche — nicht zu starken — Einschnitte aber in die Knospe selbst gemacht, so heilen die beiden Wundflächen zwar auch sehr gut aufeinander, die Entwicklung der Knospe jedoch bleibt stehen; nach einiger Zeit wird sie resorbiert. Sehr geringfügige Verletzungen werden jedoch ohne das Auftreten der störenden Folgen geheilt.

Werden die Gonophore durch den Druck einer Pinzette gequetscht oder allgemein stark verletzt, so tritt weder Wundheilung noch Wiederherstellung der alten Form ein. Das zerstörte Gewebe fault ab.

Man sieht demnach, daß sich die Medusenknospen — seien sie auch noch so jung — Verletzungen und Verstümmelungen gegenüber gleichmäßig so verhalten, wie freie Medusen.

Versuche mit verdünntem Seewassser: Da, wie oben in der Anmerkung erwähnt, die operierten Polypen eine nur beschränkte Lebensdauer besitzen, wurden sämtliche der beschriebenen Versuche in fließendem Seewasser von 2,5—2,7% Salzgehalt wiederholt. Das Bassin wurde so eingerichtet, daß zu dem ständig fließenden Aquariumwasser von 3,8% Salzgehalt fortgesetzt bestimmte Quantitäten Süßwasser aus der Serinoleitung hinzuflossen. Der Erfolg dieser Herabsetzung des Salzgehaltes war der, daß die Polypen ein kräftigeres Aussehen gewannen und nach den Operationen eine bedeutend längere Zeit sich am Leben erhalten konnten. Die Geschlechtsknospen zeigten den operativen Eingriffen gegenüber das gleiche Verhalten wie vorher.

Isolierte Blastostyle und Geschlechtsorgane.

Technisches: Sämtliche bei den Operationen abgeschnittenen Gonophore und noch andere, die eigens zu den nachfolgenden Versuchen von den Muttertieren getrennt worden waren, ebenso einige von der Hydrorhiza abgeschnittene Blastostyle, wurden auf ihr weiteres Verhalten hin beobachtet; sie zeigten dabei ein ungemein interessantes Verhalten.

Die Objekte wurden einesteils in Zimmermannschen Schalen gehalten, deren Wasser täglich mindestens zweimal erneuert wurde und deren Temperatur durch Umspülung der Schale mit fließendem Wasser konstant gehalten wurde; anderseits wurden sie in größeren Gefäßen gehalten, durch die eine schwache, aber ständige Wasserzirkulation mit großer Vorsicht geleitet wurde.

1) Blastostyle: Die zur Beobachtung gelangenden Blastostyle waren entweder am Grunde abgeschnitten oder auf einem sehr beschränkten Teile des sie tragenden Wurzelgeflechtes belassen worden. Sowohl die einzelnen Hydranten wie die Hydrorhiza regenerieren nach allen Seiten hin Stolonen.

Anfänglich entwickeln sich die vorhandenen Geschlechtsknospen an den isolierten Blastostylen weiter: Medusen werden abgelöst, die, wenn auch oft klein, so doch stets völlig normal sind!

Diese normale Geschlechtstätigkeit wird nach einiger Zeit (ungefähr 2 Tagen) unterbrochen, es gelangt von dieser Zeit an keine Meduse mehr zur Ablösung. Die vorhandenen, in der Entwicklung begriffenen Gonophore werden darauf von dem Polypen autotomiert. Ihr weiteres Verhalten soll später zusammen mit dem der künstlich isolierten Knospen behandelt werden. Nicht immer werden alle der

vorhandenen Knospen autotomiert; es können einige junge am Stamme zurückbleiben, die sehr rasch resorbiert werden.

Die Blastostyle selbst zeigen während dieser Vorgänge noch gar keine Ermattung. Erst ungefähr mit der einsetzenden Resorption der letzten Geschlechtsorgane beginnen ihre Tentakel zu degenerieren, und erst, wenn kein Geschlechtsorgan mehr am Stamme sitzt, degeneriert der Hydrant selbst. Dies tritt ungefähr am 7. Tage nach seiner Isolation ein; zu derselben Zeit pflegen auch isolierte Freßpolypen Störungserscheinungen zu zeigen.

Die nun folgenden Vorgänge an den Blastostylen habe ich in gleicher Weise an Freßpolypen sich vollziehen sehen. Einige der Tiere ziehen ihre Tentakel ein und formen sich direkt zu einer kugelförmigen zweischichtigen Blase um, ähnlich wie es von Depressionserscheinungen bei *Hydra* bekannt ist.

Die meisten aber schnüren zunächst ihr Hypostom als kleines, ovales Gebilde ab. Dann schnüren sie sich im Mauerblatt unterhalb des Tentakelkranzes ab, so daß dies eiförmige Teilstück mit den durch die Degeneration verkürzten und starr gewordenen Tentakeln, wie sie auch bei Depressionen an *Hydra* auftreten, ausgerüstet ist. Wie ich aus Beobachtungen im großen Bassin ersehen konnte, sind diese Teilstücke, die äußerlich einige Ähnlichkeit mit einer Actinula besitzen, durch die starren Tentakelstümpfe befähigt, sich leicht vom Wasserstrom forttragen zu lassen. Das übrigbleibende Basalstück des Polypenleibes, das auf dem Wurzelgeflecht sitzen bleibt, rundet sich ebenfalls zu einer Kugel ab; war der Polyp vom Untergrunde abgeschnitten, so teilt auch diese Kugel des basalen Teiles das Schicksal der übrigen.

Alle diese Gebilde senden, wenn sie am Boden liegen, Stolone aus, die aus Ausbuchtungen ihres zweischichtigen Epithels ihren Ursprung nehmen. Aus ihnen könnten unter günstigen Umständen — d. h. auf einer Schneckenschale — neue Kolonien entstehen. Auf dem Glasboden der Gefäße kriechen die Stolone lange Zeit umher.

Auf Schneckenschalen in größeren Gefäßen traten nach einiger Zeit, verursacht durch Nahrungsmangel und schlechtes Wasser, dieselben Degenerationserscheinungen, wie ich sie eben beschrieben habe, an allen Hydranten der Kolonie auf; natürlich hatte ich die Einwohner der Schneckenschalen zuvor getötet.

Die Ursache aller dieser Erscheinungen, der Autotomie oder der Resorption der Gonophore und des Zerfalls des Hydrantenleibes in die geschilderten Teilstücke, kann man nicht anders als in einer

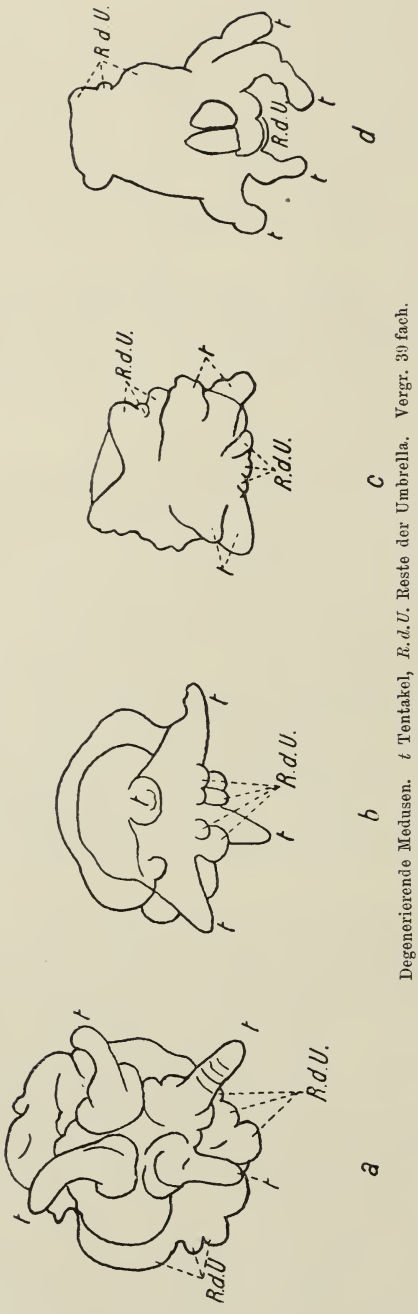


Fig. 1. Degenerierende Medusen. *t* Tentakel, *R.d.U.* Reste der Umbrella. Vergr. 30 fach.

Depression suchen, die vor allem durch den völligen Mangel an Nahrung, aber auch durch die zwar nur wenig geänderten, jedoch immerhin ungünstiger gewordenen Lebensbedingungen hervorgerufen wird. Durch die Bildung der stolonisierenden Teilstücke suchen sich die Hydranten gegen die für die Erhaltung der Art schädlichen Wirkungen der Depression zu schützen.

2) Medusen: Die in den ersten Tagen nach der Isolation der Blastostyle von diesen losgelösten Medusen sind stets normal. Sie selbst können sich aber nicht, ebensowenig wie jede andere Meduse, in den flachen Gefäßen am Leben erhalten. Im äußersten Falle konnten sie in diesen 24 Stunden sich normal schwimmend erhalten; gewöhnlich aber degenerierten sie sofort nach der Ablösung.

Diese Degeneration geht außerordentlich schnell vor sich, oft ist sie nach noch nicht einer Stunde beendet. Durch das Anstoßen der Tiere an die Wände des Glasgefäßes ermatten sie, ihre pulsierenden Bewegungen werden immer langsamer, bis sie zu Boden sinken, worauf die Degeneration ihres Gewebes sehr schnell eintritt.

Diese geht so vor sich, daß sich auf der Umbrella tiefe Fur-

chen eingraben, und zwar zunächst längs der Radiärkanäle; bald darauf aber auch kreuz und quer über die ganze gewölbte Fläche. Dabei nimmt die durchsichtige Gallertmasse eine körnige Struktur an, so daß die ganze Umbrellarpartie das Aussehen einer indifferenten Zellenmasse gewinnt, auf der einzelne Reste der Gallerte in kleinen hyalinen Bläschen aufsitzen (Fig. 1, *a*—*d*). Während dieser Umwandlungen verkürzen sich die Tentakel immer mehr, bis sie schließlich als kleine, dicke Stummel resorbiert werden. Auch die inneren Teile der Meduse verlieren ihre Gewebestruktur und nehmen das körnige Aussehen der Umbrellarpartie an.

Ich konnte an den so entstandenen Zellhaufen in der Zimmermannschen Schale keinerlei weitere Veränderungen wahrnehmen, weder Differenzierung noch Zerfall. Nur in einer der Schalen grenzte sich bei allen Plasmahaufen ein relativ großer Bezirk in der Mitte mit einer scharf konturierten Oberfläche gegen das übrige Plasma ab; es kam jedoch auch hier zu keiner weiteren Entwicklung.

Vielleicht würden die aus der Meduse entstandenen Plasmahaufen sich unter günstigeren Bedingungen, als sie die Zimmermannsche Schale zu bieten vermag, in eine zweischichtige Hohlkugel differenzieren und durch Stolonisation sich fortpflanzen können. Hat doch Hadži (12 u. 13) Ephyren, durch Hunger und ungünstige Lebensbedingungen beeinflußt, sich zu Planulen rückdifferenzieren gesehen.

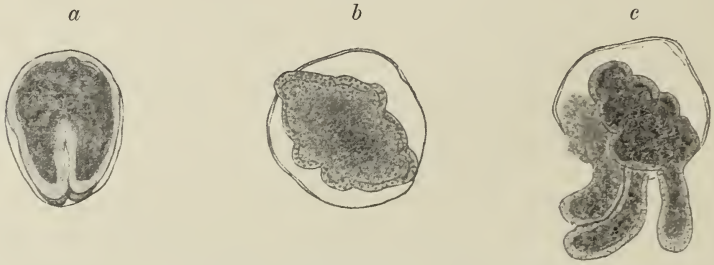
Übrigens erfahren nicht nur solche Medusen, die nach der Isolation des Blastostyls abgelöst werden, die beschriebene Rückbildung, sondern auch alle andern Medusen, sofern sie nur unter dieselben Bedingungen gebracht werden.

Wenn die aus den Medusen entstandenen Plasmahaufen sich auch in der Tat durch Knospung fortpflanzen könnten, so glaube ich nicht, daß man der ganzen Erscheinung eine große ökonomische Bedeutung zuschreiben darf. Wenn Medusen im Meere von einem degenerierenden Stocke losgelöst werden, ist es sehr wahrscheinlich, daß sie von der Wasserströmung und ihren eigenen Schwimmbewegungen bald in andere Wasserschichten gelangen, in denen sie normal weiterleben können. Sie haben ja stets, wenn auch mitunter in kleinerem Maßstabe, alle ihre Teile normal ausgebildet, zumal das Manubrium.

3) Medusenknospen: Die Gonophore, die von den degenerierenden Blastostylen autotomiert werden, machen am Boden der Schale innerhalb ihrer Persiarkhülle eine Umwandlung in eine zweischichtige Hohlkugel durch, die ich künftighin als »Mutterkugel«

bezeichnen will. Die Reduktion des differenzierten Organes in ein bei weitem primitiveres Gebilde geht so vor sich, wie wir es gleichfalls beim Beginn der Resorption von Gonophoren durch die Amme gesehen haben. Das Manubrium flacht sich ab und wird vom Umbrellargewebe aufgesogen. Dieses selbst erfährt eine Rückdifferenzierung in ein zweischichtiges, aus Ekto- und Entodern zusammengesetztes Epithel. Durch Verwachsen der Lücken zwischen den vier Tentakelbulben, die die distale Öffnung der Medusenknospe begrenzen, schließt sich auch diese (Fig. 2 *a*). Erst nach völliger Umwandlung (Fig. 2 *b*) können die Mutterkugeln aus der Gonotheka hervortreten; meist aber bleiben sie in derselben. Sie sind nach ihrem Aufbau Planulen vergleichbar, indem sie sich von diesen einzig durch das Fehlen der Ektodermcilien unterscheiden. Aus der so entstandenen

Fig. 2.



Stolonisierende Medusenknospen. Vergr. 39 fach.
a 2 Tage isoliert. Knospe in der Umwandlung; distal sind noch die vier Bulben zu erkennen.
b 8 Tage isoliert, Mutterkugel. *c* 9 Tage isoliert, Stolonenbildung.

Hohlkugel, die nach ungefähr 4 Tagen vollendet ist, wachsen Stolone hervor. Die Oberfläche beult sich in vielen Vorsprüngen aus (Fig. 2 *b*), und einige von diesen verlängern sich zu Stolonen. Einer von ihnen verlängert sich stets so, daß die ganze Mutterkugel darin aufgeht, und er kriecht auf dem Boden der Glasschale umher, indem er die leere Perisarkröhre hinter sich läßt. Über einen Monat habe ich solche Stolone kriechen sehen. Zuweilen wurden Ausläufer nach den Seiten gesandt, oder auch frei aufwärts. Zu einer Hydrantenbildung aber kam es nie. Dies ist nichts auffälliges, da die Tiere ja gewohnt sind, nur auf Schneckenschalen zu leben. Es sei noch erwähnt, daß die Mutterkugeln stets am Boden festhaften; löste ich sie los, so hatten sie sich bereits nach kurzer Zeit wieder befestigt.

Die Knospen, die man künstlich von normalen Blastostylen abtrennt, zeigen ein zum Teil anderes Verhalten. Während von den

autotomierten Gonophoren sich alle Altersstadien ohne Ausnahme zu Mutterkugeln reduzieren, tun dies ältere, künstlich abgeschnittene von einer gewissen Altersgrenze ab nicht mehr. Wenn diese Knospen so alt sind, daß ihre Tentakel bereits beginnen sich aus den Bulben heraus zu entwickeln, also ihr ausgebildetes Manubrium bereits Eizellen enthält, so entwickeln sich solche vom Muttertier abgetrennten Gonophore stets zu normalen Medusen weiter. Die Zeitdauer dieser selbständigen Weiterentwicklung ist dem Alter der Knospe umgekehrt proportional; sie schwankt zwischen einigen Stunden und drei Tagen. Mit andern Worten: sie entspricht ungefähr der Entwicklungszeit, die dieselbe Knospe am Blastostyl ebenfalls bis zur Reife gebrauchen würde. Die so entstandenen Medusen sind trotz ihres normalen Baues zum Teil kleiner als es die Medusen von *Podocoryne* für gewöhnlich sind. Man kann sie eine beträchtliche Zeit lang in Zuchtgläsern weiter ziehen. Werden die abgeschnittenen Knospen in verdünntem Seewasser gehalten, so können sich auch noch jüngere Stadien, als das geschilderte, zu Medusen weiter entwickeln. Alle andern aber reduzieren sich zu Mutterkugeln.

4) Verletzte Gonophore: Es ist oben erwähnt worden, daß die Gonophore am Blastostyl Verletzungen gegenüber in allen Altersstufen dasselbe Verhalten zeigen. Dasselbe findet man bei abgeschnittenen Gonophoren. Je nach der Schwere der Verletzung heilen sie und, gemäß ihrem Alter, entwickeln sie sich zu Medusen weiter, oder sie gehen zugrunde.

Die aus verletzten älteren Gonophoren hervorgegangenen Medusen sind nach nicht zu tiefen, einfachen Einschnitten in die Knospe normal und ohne Spuren dieser Verletzungen; nach etwas schwereren Verletzungen zeigen sie solche Narben, wie wenn sie erst als Medusen verletzt worden wären. Wunden, die die Gonophore am Muttertier zur Resorption zwingen oder gar töten würden, verursachen auch bei isolierten einen früher oder später erfolgenden Tod, nicht etwa Umwandlung zur Mutterkugel.

Trotz der in allen Altersstufen gleichmäßig erfolgenden Wundheilung der Gonophore ist nicht zu übersehen, daß sie um so schneller erfolgt, je jünger die Gonophore sind.

5) Gonophore mit Hydrantengewebe: Wird eine Knospe mit einem kleinen Stücke des Hydrantenmauerblattes zusammenhängend isoliert, so wird dieses von der sich weiter entwickelnden Knospe gewöhnlich aufgezehrt. Auf diese Weise kann auch ein jüngeres isoliertes Gonophor zur Meduse werden. Ist jedoch das

Gonophor sehr jung, so wird es stets seinerseits vom Gewebe des Hydrantenschnittstücks aufgezehrt. Dasselbe kann auch bei älteren Gonophoren eintreten, wenn nämlich das Hydrantengewebe sehr groß ist.

Hängen zwei oder mehrere Gonophore durch Plasmateile des Mutterpolypen zusammen, so entwickelt sich immer die älteste Knospe auf Kosten der jüngeren und des Hydrantenplasmas, die resorbiert werden, indem sich letzteres zu einer kleinen Röhre umformt.

Ich sehe in diesen Vorgängen zwischen den einzelnen Teilen eine Rivalität, gewissermaßen einen »Kampf ums Dasein«. Sehr junge Gonophore unterliegen dem Hydrantengewebe, wenn es einigermaßen groß genug ist, immer. Sind die Gonophore älter und haben sie damit eine selbständigere, individuelle Kraft gewonnen, so hängt der Ausgang der gegenseitigen Beeinflussung lediglich von der relativen Größe des Gewebekomplexes aus der Hydrantenleibeswand zu der Gonophorgröße ab.

Medusen im Zuchtglase bis zur Knospung des Manubriums zu bringen, ist mir leider nicht gelungen, trotzdem ich die Tiere ungefähr 1 Monat lang am Leben erhalten konnte. Es ist auch nicht wahrscheinlich, daß sich diese Gonophore wesentlich anders verhalten würden.

Biologische Schlüsse.

Individualität der Gonophore: Morgan-Moszkowski (21) unterscheiden den Begriff der Autotomie dadurch von dem der Teilung, daß bei jener das abgeworfene »Organ« keinen neuen Organismus bildet. Daß diese Unterscheidung treffend ist, wird wohl niemand anzweifeln. Und doch haben wir bei *Podocoryne carnea* den Fall, daß die vom Muttertiere »autotomierten« Gonophore sich stets weiter entwickeln, entweder als Medusen oder als knospende Stolone.

Tatsächlich liegen die Verhältnisse so, daß wir in den Gonophoren keine Organe zu sehen haben, sondern selbständige Individuen. Der Begriff der Autotomie wird also nicht umgestoßen; der fragliche Vorgang bei *Podocoryne* aber ist unter den Begriff »Teilung« zu bringen.

Was mich veranlaßt, die Gonophore als selbständige Individuen aufzufassen, ist vor allem ihr Verhalten, wenn sie von ihrer Amme losgelöst sind. Sie erleiden durch die Loslösung keinerlei Einbuße in ihrer Lebenskraft, ihrem Wundheilungsvermögen, ihrer Fortpflanzungsfähigkeit. Sind sie noch nicht alt genug, um sich bei

der mangelnden Ernährung zu Medusen zu entwickeln, so wandeln sie sich zu Mutterkugeln um und vermehren sich knospend. Nur sehr junge Gonophore können dem Muttertier gegenüber ihre Individualität nicht genügend geltend machen und werden resorbiert. Mit welchem Rechte die Gonophore als selbständige Individuen aufzufassen sind, kann man auch aus den Versuchen »Gonophor mit Hydrantengewebe« ersehen.

Ich vermute, daß das Abfallen der Gonophore an hungernden Hydranten nicht ausschließlich von letzteren veranlaßt wird, sondern daß sich beide Teile bemühen, die Verbindung zu lösen.

Depressionen in der Natur: Ganz abgesehen von der Lebensfähigkeit degenerierter Medusen, die, wie ich schon erwähnte, keine ökonomische Bedeutung für das Leben der *Podocoryne carnea* haben, kann man aus dem Ergebnis meiner Versuche auf das Verhalten dieser Art in der Natur einige interessante Schlüsse ziehen. Man kann sich eine Vorstellung machen, wie sich die Kolonien vor Depressionswirkungen zu schützen wissen. Daß die Vorgänge auf der Schneckenschale tatsächlich dieselben sind, wie die an isolierten Hydranten, habe ich an den hungernden Kolonien bei meinen Medusenzuchten sehen können.

Kommt eine *Podocoryne*-Kolonie im Meere in eine Lage, die deprimierend auf sie einwirkt, was z. B. sehr leicht durch den Tod ihres Wirtstieres in der Schneckenschale eintreten kann, wobei in erster Linie der Hunger einwirkend in Betracht käme, so geht das Leben und mit ihm das Ablösen der Medusen zunächst ungestört fort. Jedoch scheinen die Geschlechtsknospen nicht mehr ernährt zu werden. Denn nur die ältesten lösen sich als Medusen ab, was sie ja auch ohne Hilfe ihres Blastostyls bewerkstelligen können. Die andern aber wachsen nicht nach. Denn wenn sie dann vom Muttertier abgefallen sind, müßten sich von ihnen die ältesten selbständig zu Medusen weiter entwickeln, was sie aber nicht tun. Daraus schließe ich, daß allerälteste Stadien unter den abgefallenen Gonophoren überhaupt fehlen, und daß seit dem Eintritt der störenden Einflüsse das Blastostyl die Gonophore überhaupt nicht mehr im Wachstum fördert. Die ältesten Knospen bilden sich nun schon in der kurzen Frist, die sie noch am Muttertier verweilen, zu Medusen aus, während alle die, die sich als Knospen vom Polypen lösen, so jung sind, daß sie die selbständige Entwicklungsmöglichkeit zu Medusen noch nicht besitzen. Das Alter der Gonophore läßt sich nur immer schwer bestimmen.

Die erste äußerlich sichtbare Wirkung der Depression ist das Abfallen der Gonophore. Diese werden zumeist nicht auf die Schneckenschale fallen; sondern, da die Blastostyle auf den gewölbten Teilen der Schale sitzen, ist ihnen Gelegenheit gegeben, auf den Meeresboden zu gelangen.

Erst eine geraume Zeit nach dem Abfall der Gonophore äußert sich die Wirkung der Depression auch an den Polypen der Kolonie. Das Schicksal der Spiralzooide ist mir unbekannt. Stolonengeflecht und Dornen scheinen keine Veränderung zu erleiden. Freß- und Geschlechtspolypen zeigen zweierlei Verhalten.

Einmal formen sie sich direkt zu zweischichtigen, kugligen Blasen um, die auf dem Wurzelgeflecht sitzen bleiben. Dieser Vorgang ist analog dem bei *Hydra*, wenn sie sich durch Hunger gezwungen zu gleichen Gebilden umformt (3). Man geht wohl nicht fehl, in diesen Hohlkugeln Dauerstadien zu erblicken, die nur auf günstigere Verhältnisse warten, um wieder aufzuleben.

Anderseits können die Polypen durch typische Querteilung sich in mehrere Teilstücke zerlegen. Meines Wissens ist dies der einzige bisher bekannte Fall, in dem sich ein Hydrant bei Hydroiden quer teilt. Nur bei *Protohydra* und *Hydra* ist Querteilung bekannt.

Das Teilstück, das aus dem basalen Teile des Polypen entsteht, bleibt auf dem Stolonengeflecht und vertritt wahrscheinlich die Stelle der soeben geschilderten Dauerstadien, die aus dem ganzen Hydranten gebildet werden. Die andern Teilstücke besitzen, wie übrigens das basale auch, die Fähigkeit, Stolone zu bilden, die auf dem Boden umherkriechen und Ausläufer bilden, sich also unter günstigen Umständen knospend vermehren können. Eins der Teilstücke hat jedesmal die bedeutungsvolle Fähigkeit, durch die Reste der Tentakel sehr leicht vom Wasserstrom fortgeführt werden zu können.

Ein Analogon dieser Querteilung von *Podocoryne*-Polypen könnte man in der Frustulation (Fragmentation) einiger Hydroiden sehen (18, S. 573ff.). Biologisch vergleichbar mögen die stolonisierenden Teilstücke mit den ebenfalls stolonisierenden, planulaartigen Knospen bei *Haleremita* (Sacculae), *Gonionemus* und *Microhydra* sein.

Die abgeworfenen Knospen, die sich nun nicht mehr zu schwimmenden Geschlechtstieren ausbilden können, sorgen für die Erhaltung der Art ebenfalls durch knospende Vermehrung. Ihr Gewebe macht eine Rückbildung durch, und die resultierende »Mutterkugel« unterscheidet sich in ihrem knospenden Verhalten gar nicht von den Teilstücken des Polypenleibes.

Das Stolonisieren der Geschlechtstiere, so erstaunlich es ist, kennt man bereits von einem andern Hydroiden; und zwar ist es dort nicht die Knospe, die sich stolonisierend vermehrt, sondern das gerade zur Ablösung gelangte, ausgebildete Geschlechtstier.

Graeffe (10) erwähnt diesen Vorgang als zur natürlichen Fortpflanzungsweise der *Clavopsis adriatica* gehörig. Die Medusen fallen dort von der Amme ab und sinken zu Boden, wo sie, durch den Kontakt mit dem Boden beeinflußt, direkt Stolone aussenden. Dabei soll es sich nach Graeffe nicht um pathologische Erscheinungen handeln.

In den ganzen Vorgängen bei *Podocoryne carnea* während der Depressionswirkungen sehen wir eine erstaunlich mannigfache und weitgehende Einrichtung, den schlechten Einflüssen durch Dauerstadien zu begegnen, die befähigt sind, sich stolonisierend zu vermehren. Das wunderbarste dabei ist, daß auch Geschlechtsanlagen sich zu diesen Zwecken selbständig rückbilden.

Die Einrichtung einer Dauerstadienbildung erscheint zweckmäßig. Denn da die Medusen, denen zwar die leichte Beweglichkeit zugute kommt, sehr zart sind, können sich nur die in den ersten Zeiten der Depression abgelösten vor deren Wirkungen in Sicherheit bringen. Die andern, sich länger entwickelnden, würden sehr bald am Muttertier oder abgelöst den Depressionswirkungen zum Opfer fallen. Die zweischichtige Hohlkugel dagegen ist außerordentlich resistent, sie vermag sich sogar gut gegen die unvermeidlichen hypotrichen Infusorien in den Versuchsschalen zu schützen.

Rückblick.

Ganz abgeschnittene Gonphore werden nie regeneriert.

Halb abgeschnittene Gonophore werden nach der Wundheilung resorbiert.

Verletzte Gonophore verhalten sich in allen Altersstadien wie Medusen, nur daß statt des Medusentodes meist Resorption eintritt.

Ältere Gonophore werden, wenn abgeschnitten, zu Medusen.

Jüngere isolierte Gonophore wandeln sich in stolonisierende Mutterkugeln um.

Verletzte isolierte Gonophore verhalten sich wie solche am Blastostyl, d. h. wie Medusen. Für die Resorption tritt hier das Mutterkugelstadium ein.

Knospen in Verbindung mit relativ kleinen Stücken somatischen Plasmas entwickeln sich auf dessen Kosten.

Knospen in Verbindung mit relativ großen Stücken somatischen Plasmas werden von diesem resorbiert.

Von zusammenhängenden Gonophoren entwickelt sich immer das älteste auf Kosten der andern mit Hilfe eines somatischen Verbindungsstückes.

Die Gattung Bougainvillea.

Technisches: *Bougainvillea ramosa* und *fruticosa* sind Formen aus größerer Tiefe. Im Aquarium können sie sich nur wenige Tage am Leben erhalten. Trotz der großen Zartheit der Stöckchen ist das Perisark des Stammes und der Gonophore sehr zähe; die reichlich verästelten Kolonien setzen dem Operieren und Beobachten der Medusenknospen erheblichen Widerstand durch die überall am Wege stehenden Zweige entgegen. Zu den Versuchen wurden nur ganz frische Kolonien gebraucht, die noch keinerlei Spuren von Ermattung oder Degeneration zeigten. Es wurden im ganzen 87 Versuche gemacht, von denen die Mehrzahl auf *B. fruticosa* entfällt.

Literatur: Daß bisher über die Regeneration von Bougainvilliden nichts bekannt ist, ist wahrscheinlich auf die eben angedeuteten Schwierigkeiten zurückzuführen. Ein einziger Autor nur, Levinsen, gibt an, daß die abgeworfenen Polypen durch neue ersetzt werden.

Bougainvillea ramosa van Beneden.

Hydrantenregeneration: Bei *B. ramosa* sitzen die Gonophore an der Basis der Hydranten rings um den Stamm. Ich stellte zunächst Versuche über die Regeneration dieser Art von Blastostylen an. Die Schnitte durch den Stamm wurden dicht unterhalb der Ansatzstellen der Gonophore geführt. Nach kurzer Zeit regenerierte jedesmal (9 Versuche) ein schlanker Stolo aus der Wundfläche, der schon in 2 bis 3 Tagen eine bedeutende Länge erreichte, ohne sich auch nur im geringsten zu differenzieren.

Diese heteromorphe Regeneration von Stolonen statt der Hydranten und Gonophore, so abweichend sie gegenüber dem Verhalten anderer Hydroiden ist, würde bei *Bougainvillea* nicht gar so wunderlich sein, wenn man das massenhafte Auftreten der Stolone an allen Stellen der Kolonie berücksichtigt. Merkwürdig bleibt die Erscheinung aber doch, da wir, wie oben erwähnt, von Levinsen wissen, daß nach Depressionen, bei denen die Hydranten eingehen, dieselben auch wieder regeneriert werden können.

Nach den Erfahrungen an andern Hydroidkolonien handelt es

sich bei Tieren mit ungewöhnlich viel Stolonen am Hydrocaulus um Formen, die an Orten gewachsen sind, wo das Wasser stark bewegt ist. Da mag nun bei *Bougainvillea* die Neigung zur Stolonisation noch im Aquarium bei der Hydrantenregeneration nachgewirkt haben.

Wahrscheinlich würden Regenerationsversuche an Hydranten von nicht stolonisierten Kolonien keine Heteromorphose, sondern Homomorphose ergeben haben.

Regeneration der Gonophore: Werden Gonophore ganz vom Stamm abgeschnitten, so regenerieren sie nicht, es wird auch kein Ersatz an anderer Stelle für sie gebildet. Dabei ist es völlig gleichgültig, in welchem Altersstadium sich die abgeschnittenen Medusenknospen befanden.

Werden die Gonophore zur Hälfte abgeschnitten oder nur kleine Teilstücke von ihnen, so heilt die Schnittfläche zunächst zu. Der Rest der Knospe wandelt sich zur Kugelform um und wird langsam resorbiert. Der Vorgang der Resorption ist mit dem bei *Podocoryne carnea* geschilderten identisch. Auch hier spielt das Alter der Versuchsobjekte keine Rolle.

Wird quer durch die Knospe ein Schnitt geführt, der sie jedoch nicht ganz durchtrennt, so erfolgt keine Zusammenheilung der beiden Schnittflächen. Nachdem das obere Stück sich losgelöst hat und abgefallen ist, heilt die Wunde des unteren zu, und dieses verhält sich weiter so, wie wenn der Schnitt gleich die Knospe ganz durchtrennt hätte, d. h. er wird in kugliger Form resorbiert.

Ebenso fallen bei stärkeren Verwundungen, bei denen z. B. die Schnitte in allen Richtungen geführt sind, alle Teile ab, die etwas aus dem Zusammenhang mit dem Ganzen gelöst sind; das übrige Gewebe wird, nachdem es zur Kugel umgeformt ist, resorbiert.

Werden die Knospen nur durch den Druck mit einer Pinzette gestört, so stellt sich bald die äußere, kuglige Normalform wieder her, worauf ebenfalls Resorption eintritt.

Bougainvillea fruticosa Allman.

Hydrantenregeneration: Für abgeschnittene Hydranten der *B. fruticosa* regenerieren wie bei *B. ramosa* Stolone. Auch bei allen Kolonien der *B. fruticosa* konnte ich eine ungemein starke Neigung zur Stolonisation wahrnehmen.

Regeneration der Gonophore: Wie erwähnt, habe ich *B. fruticosa* eingehender behandelt. Bei ihr verteilen sich die Gonophore auf die Äste und sitzen in der Hauptsache an deren unteren Teilen.

Auch hier wird nie ein Gonophor regeneriert, das ganz vom Stamm abgetrennt wird. Ebenso habe ich nicht beobachten können, daß das abgeschnittene Geschlechtsorgan an irgendeiner andern Stelle des betr. Astes durch ein anderes, neu entstehendes ersetzt wird.

Übereinstimmend mit *B. ramosa* ist fernerhin das Verhalten der Gonophore, wenn von ihnen ein größerer oder geringerer Teil abgeschnitten wird. Wie dort, so überzieht sich auch hier die Wunde von den Rändern aus mit Epithel. Bei sehr jungen, länglichen Knospen[1]) geht die anfänglich ebene Schnittfläche in eine gewölbte über, so daß äußerlich die ursprüngliche, normale Form wieder hergestellt wird. Ebenso nehmen ältere Formen nach dem Wundverschluß die ihnen eigentümliche Kugelform wieder an. Bei der stets erfolgenden Resorption wird auch hier das Manubrium von den anstoßenden Gewebsschichten resorbiert, und diese dann in einfaches Ekto- und Entoderm dedifferenziert.

Werden bei einer älteren Knospe zwei Tentakelbulben durch schrägen Schnitt abgeschnitten, so heilt die Wunde in einer ebenen Fläche zu, ohne daß die aus der Kugel herausgeschnittene Kalotte zunächst ergänzt wird. Erst bei Beginn der Resorption wird die Kugelgestalt durch Umlagerung der benachbarten Gewebeteile wieder hergestellt.

Wenn bei Schnittoperationen kleine Plasmateile der Wundfläche von dem Zusammenhange mit dem Ganzen gelockert werden, so werden sie nicht mit eingeheilt, sondern sie konzentrieren sich auf der Oberfläche der Wunde und bilden dort eine, wenn auch oft noch so kleine Kugel, die aus einer inneren und einer äußeren Schicht besteht. Das weitere Schicksal dieser Gebilde ist mir unbekannt.

Ist die Sektion an einem Gonophor so geringfügig, daß eine Meduse sie mit Leichtigkeit ertragen könnte, und haben die Knospen ein gewisses Alter erreicht, so können sie solche Eingriffe ertragen, ohne der Resorption anheim zu fallen. Hat die Knospe die vier Tentakelbulben deutlich angelegt und auch schon die Tentakel ein wenig ausgebildet, so kann man ihr gefahrlos einen der Bulben abschneiden. Die Wunde heilt, und aus Vergleich mit gleichaltrigen Gonophoren kann man konstatieren, daß von der Operation an die Reifung beschleunigt erfolgt. Die Meduse wird so eher vom Stamm losgelöst, als unter normalen Umständen. Meiner Ansicht nach ist dies auf die Wirkung des Wundreizes zurückzuführen.

[1]) Die jüngsten Stadien, d. h. Stadien, die noch nicht den Glockenkern angelegt haben, konnten zu den Versuchen nicht benutzt werden, da sie sich in nichts von den Knospen der Stolone oder Äste unterscheiden.

Es leuchtet ein, daß die ältesten Knospen eine solche Operation am besten ertragen können. Denn die beschleunigte Reifung geschieht auf Kosten der Meduse, und es ist vorgekommen, daß, wenn sie als Knospe in einem zu jungen Stadium operiert wurde, sie nach ihrer Ablösung als Meduse sich nicht lebenskräftig erwies und zugrunde ging.

Die während ihrer Entwicklung schwerer verletzten Medusen zeigen in ihrem freien Leben die Narben an den betreffenden Stellen so, wie wenn sie die operativen Eingriffe erst nach der Loslösung vom Muttertier erfahren hätten. Nur sehr leichte Verletzungen hinterlassen keine sichtbaren Spuren.

Werden die Geschlechtsknospen durch Schnitte mit Messern zerstört, so heilen die Wunden, und das ganze Gebilde reguliert sich zu einer Kugel. Nach dieser Umformung erfolgt die Resorption. Sind die Verletzungen zu schwerwiegend, so kann jedoch auch hier die ganze unverheilte Masse einfach abgeworfen werden.

Werden die Gonophore nur durch einen einzigen, glatten Einschnitt verletzt, so kann, falls er nicht allzu weit in das Objekt eindringt, vollkommene Wundheilung eintreten. Auch in diesem Falle bleibt die Resorption nicht aus.

Geht aber der Schnitt bei einer älteren Knospe fast völlig durch das Organ, so breitet sich der distale Teil (orale der Meduse) aus und streckt seine Tentakel hervor, stellt also ein Stadium frühreifer Entfaltung der Meduse dar. Dieser Teil löst sich nun nicht etwa vom unteren, sich zum bekannten Kugelstadium abrundenden Teile ab, sondern bleibt auf diesem sitzen. Zunächst wird dann der obere, entfaltete Teil vom unteren resorbiert. Erst wenn dies vollendet ist, setzt auch die Resorption dieses letzteren Teiles ein.

Wird seitlich an einer Knospe ein Stück herausgeschnitten, so geht, falls die Verletzung nicht zu stark ist, Wundverheilung durch Verschiebung der umliegenden Gewebepartien vor sich. Die Regulation ist dabei jedoch nie ganz vollständig. Es bleibt stets eine äußerlich sichtbare Narbe übrig. Auch hier folgt die Resorption.

Die Resorption der Medusenknospen bei *Bougainvillea fruticosa* dauert im allgemeinen etwa 24 Stunden. Diese Zeit steigert sich jedoch mit dem Alter des Gonophors. Das ist darauf zurückzuführen, daß die höhere Differenzierung dem Rückbildungsprozeß größeren Widerstand entgegensetzt.

Trotz größter Sorgfalt und aller erdenklicher Vorsichtsmaßregeln, die ich auf die vom Stamme abgeschnittenen Gonophore anwandte, starben stets alle Stadien ab, die noch nicht die Tentakel zu fast

völliger Größe ausgebildet hatten. Nur Medusenknospen, die ein solches Alter erreicht hatten, entwickelten sich zu normalen, lebenskräftigen Medusen. Bemerkt sei noch, daß nach GOETTE (9) die Eizellen in der Knospe schon vor der Anlage der Tentakel im Manubrium auftreten.

Wir sehen an den Geschlechtsknospen von *Bougainvillea*, daß sie sich von den ersten Stadien an immer gleichmäßig verhalten; nur zeigen sie sich in der Jugend feindlichen Einflüssen gegenüber schwächer als im Alter und werden infolgedessen vom Stamm wieder aufgesogen. Es hat ganz den Anschein, als ob sie vom Augenblick des operativen Eingriffes an nicht mehr vom Stamm ernährt werden. Sind sie da nun nicht alt genug, oder haben sie einen zu großen Verlust an Gewebe erlitten, um sich weiter selbständig entwickeln zu können, so heilen sie ihre Wunden zwar noch meistens, verfallen dann aber der Resorption. Dadurch ist das Blastostyl davor geschützt, zwecklos pathologische Tiere auszusenden; es verbraucht dann das einmal angelegte Gewebe wieder für sich.

Im Gegensatz zu *Podocoryne* ist von einem Hang zur knospenden, ungeschlechtlichen Vermehrung hier auch bei Depressionen nichts zu merken.

Die ungemein starke Bildung von Stolonen am Hydrocaulus bei allen mir vorliegenden Kolonien und die heteromorphe Stolonenregeneration an Stelle der Hydranten dient nicht zu einer ungeschlechtlichen Vermehrung, da die Stolone alle aufwärts gerichtet sind, und ich eine Umformung zu Ästen oder Bildung von Hydranten bei ihnen nie gesehen habe. Das Auftreten dieser Stolone hängt, wie schon gesagt, mit dem Standort in stark bewegtem Wasser zusammen.

Rückblick.

Bei beiden Formen regenerieren ganz abgeschnittene Gonophore nicht.

Auf den Verlust von Gewebeteilen erfolgt die Resorption des Gonophors. Mit steigendem Alter steigert sich die Fähigkeit, störende Eingriffe zu ertragen. Daher können alte Knospen bei nicht zu starken Verlusten sich als Medusen ablösen. Die Resorption dauert bei *B. ramosa* im Durchschnitt länger, als bei *B. fruticosa*.

Auch nach Verletzungen werden die Gonophore resorbiert.

Bougainvillea fruticosa besitzt ein stärkeres Wundheilungsvermögen als *B. ramosa*. Bei dieser Form bleibt nach sehr starken Verletzungen die Wundheilung überhaupt aus, und das Gewebe stirbt ab.

Bei fast völliger, querer Durchtrennung der Knospen wird der obere Teil abgeworfen, der untere resorbiert.

B. fruticosa besitzt auch bei Verletzungen, die bei *B. ramosa* direkt tödlich auf die Gonophore einwirken, das Vermögen der Wundheilungskraft und resorbiert die geheilten Knospen. Bei fast völliger querer Durchtrennung entfaltet sich zunächst der obere Teil; sodann wird er vom unteren resorbiert und später dieser wieder vom Stamm.

Abgeschnittene Gonophore sterben, wenn sie jung sind. Sind sie fast völlig entwickelt, so bilden sie sich zu normalen, wenn auch zum Teil kleineren Medusen aus.

Die Knospen von Tiara ampullacea (pileata).

Die Amme dieser Medusen ist (nach Hartlaub) *Perigonimus vestitus* Allman. — Über die Regeneration von *Perigonimus* findet man in der Literatur nichts.

Technisches: Ich bekam die Tiere im Sommer 1911 von Helgoland geschickt und bearbeitete sie im Aquarium des Leipziger Zoologischen Instituts.

Die Polypen saßen auf der Schale von *Corystes*, hauptsächlich am Abdomen und auf den Extremitäten. Da die Krebse die Gewohnheit haben, sich ständig in den Sand zu graben, und eine Kontrolle auf der Schale der lebhaften Tiere unmöglich gewesen wäre, mußte ich die Stämmchen einzeln von der Schale lösen und sie in einem großen flachen Glaskasten halten. Natürlich waren die dadurch gebotenen Lebensbedingungen sehr ungünstig, und nach einigen Tagen gingen die operierten Tiere stets ein. Jedoch reichte die Zeit gerade aus, um die folgenden Tatsachen mit Sicherheit festzustellen.

Regeneration der Gonophore: Auch bei *Perigonimus vestitus* werden Medusenknospen, die ganz vom Stamme abgeschnitten sind, nicht regeneriert, junge wie alte.

Schneidet man einen Teil der Knospen selbst ab, so verheilt die Wunde. Darauf tritt aber nicht, wie bei *Podocoryne* und *Bougainvillea* Resorption des am Stamme bleibenden Teiles ein, sondern dieser wird stets autotomiert.

Ist die Knospe zur Zeit des Eingriffs nicht sehr alt, d. h. hat sie noch nicht wenigstens die Tentakel angelegt, so wird das Gebilde nach Verheilung der Wundfläche ohne weitere Umwandlungen abgeworfen, wie es auch bei den vorher behandelten Formen der Fall war. Leider war es nicht möglich, das weitere Verhalten solcher

autotomierter Knospenstücke zu beobachten, da diese in den Glaskästen stets verloren gingen.

Hat aber die Knospe das eben erwähnte Alter erreicht oder überschritten, so erfolgt einige Zeit nach der Operation stets die Ablösung des überbleibenden Teiles als Meduse, falls die Verletzungen nicht allzu stark sind. Wenn der Knospe nur ein oder zwei Tentakelbulben abgeschnitten sind, so lebt die Meduse noch einige Tage in dem Glashafen und besitzt ein normales Aussehen, bis eben auf das Fehlen der abgeschnittenen Teile (glatte Umbrella, großes Manubrium usw.). Sind die Verluste am Gonophor stärker, z. B. wenn der Schnitt es quer halbierte, so wird der am Stamm gebliebene Teil nach einiger Zeit, nachdem er seine Wundfläche mit Epithel überzogen hat, abgestoßen und fällt zu Boden. Die abgeschnittene Hälfte aber streckt — im Gegensatz zu *Podocoryne* und *Bougainvillea*, wo dieses nicht der Fall war — die Tentakel hervor und macht kurze, schnelle Schwimmstöße. Sehr bald schließt sie sich an der Schnittfläche, dem aboralen Pole, und schwimmt nun als kleine, flache Meduse ohne Manubrium herum. Das weitere Verhalten eines solchen zarten Gebildes ist natürlich im Aquarium einer Binnenstadt nicht zu verfolgen.

Die Zeitdauer, nach welcher die Autotomie vom Stamme erfolgt, ist verschieden; sie ist um so größer, je jünger die operierte Knospe war.

Rückblick.

Bei den Knospen von *Tiara ampullacea* finden wir also auch keine Regenerationskraft, gleichgültig in welchem Alter sie stehen. Unterscheidend gegen *Podocoryne* und *Bougainvillea* ist, daß nach schwereren Verlusten, die dort Resorption zur Folge gehabt hätten, hier Autotomie erfolgt. Ferner ertragen die Knospen der *Tiara* nach Erreichung der Altersgrenze etwas schwerere Eingriffe als die der beiden andern Formen, um als Medusen weiter leben zu können. Man vergleiche, daß bei *Bougainvillea* nur höchstens ein Tentakelbulbus abgeschnitten werden darf, während es bei *Perigonimus* deren zwei oder gar mehr sein können. Die Erscheinung, die wir bereits bei *Bougainvillea* fanden, nämlich daß sich der distale Teil der Knospen (der orale der Medusen) eher entfaltet, finden wir hier wiederholt. Hier aber kommt dieser Teil durch Autotomie zu selbständigem Leben; und seine Reparationskraft ist so groß, daß er eine Medusenform erlangt. Ob auch hier, wie bei *Podocoryne*, eine Neigung zu stolonisierender Vermehrung vorhanden ist, kann ich leider nicht entscheiden.

Aus dem ganzen Verhalten der Knospen schließe ich, daß die *Tiara*-Medusen ein größeres Reparations- und Wundheilungsvermögen besitzen, überhaupt lebenskräftiger sind, als die Medusen von *Podocoryne* und *Bougainvillea*. Diese abweichenden Eigenschaften der verschiedenen Medusen offenbaren sich auch schon in ihren Knospen und lassen diese sich in ihrem Verhalten gegenüber dem Stamm voneinander unterscheiden.

Freilich ist dies eine bloße Vermutung. Gestützt wird die Vermutung dadurch, daß die charakteristischen Eigenschaften der Knospen bei allen drei Formen schon in der ersten Anlage vorhanden sind und sich während der Entwicklung in keiner Weise ändern. Was aber sollte uns bei dieser Konsequenz hindern anzunehmen, daß die Fähigkeiten und Eigenschaften der sich ablösenden Knospen nicht auch gleichzeitig die Fähigkeiten und Eigenschaften der freien Meduse sind! Eine prüfende Vergleichung des Reparations- und Wundheilungsvermögens der drei Medusen wäre von großem Interesse.

Tubularia.

Literatur und Technisches: *Tubularia*, der am meisten in bezug auf Regenerationsgeschehen bearbeitete Hydroidpolyp, war für meine Versuche ein sehr schwierig zu behandelndes Objekt.

Aus der Literatur (Driesch, 5) erfahren wir, daß bei der Regeneration der Hydrantenköpfe die Geschlechtsorgane mitregeneriert werden können, falls dem abgeschnittenen Stück solche zukamen. Ferner gibt Morse (22) an, daß der autotomierte Hydrant nicht lebenskräftig ist, sondern degeneriert. Dabei erweisen sich Gonaden und Eizellen widerstandsfähiger, als das Gewebe des Hydranten selbst.

Es ist bei *Tubularia* schlechterdings unmöglich, ein einzelnes Gonophor am Hydranten zu operieren und es in seinem weiteren Verhalten zu beobachten. Die ungeheure, drängende Fülle der Medusoide in allen Altersstufen verbietet dies, ganz abgesehen von der Größe der Polypen, die das Licht beim Mikroskopieren auffangen. Ich habe mich bemüht, diese Schwierigkeiten, so gut es ging, zu umgehen.

Depressionen: Bei allen Autoren findet man die Beobachtung wiederholt, daß im Aquarium die Hydrantenköpfchen der Tubularien sehr bald abgeworfen, autotomiert, und meist wieder regeneriert werden. Dieser Vorgang kann sich mehrere Male wiederholen.

Ich sehe in ihm, was ich noch bei andern Hydroiden wiederholen werde, die Wirkungen einer Depression.

In der Natur scheint eine solche Depression selten oder gar nicht aufzutreten, denn man trifft im Meere die *Tubularia*-Kolonien stets im Besitze aller ihrer Köpfchen an. Die Wirkungen der Depression treten auf, kurz nachdem die Stämmchen ins Aquarium gesetzt worden sind.

Die Ursachen der Depression, die das wiederholte Abwerfen der Polypen bis zum endgültigen Tode (d. h., das Stammcoenosark lebt latent weiter) verursacht, sind in den veränderten Lebenseinflüssen zu suchen. Chemische Zusammensetzung des Wassers, sein Sauerstoffgehalt, die Bewegung des Aquariumwassers durch die Zirkulation, Nahrung, Temperatur, Licht, Wasserdruck — alles ist im Bassin anders als in der freien See und wirkt deprimierend auf die empfindlichen Tiere. Godlewski (8) hat sich eingehend mit der Autotomie der *Tubularia*-Hydrantenköpfchen beschäftigt, und was er findet, bestätigt, daß wir es dabei in der Tat mit der Wirkung einer Depression zu tun haben. Godlewski fand, daß der Autotomie stets Degenerationserscheinungen am Polypenköpfchen selbst vorhergehen. Darin, daß nach Godlewski die sekundären, zweiten Köpfchen viel schwächer sind als die ersten (er scheint nur immer zwei Regenerationen beobachtet zu haben), sehe ich, daß die Umgebung fortdauernd deprimierend wirkt und so zum Tode führen muß. Godlewski hat auch selbst durch Störungen am Hydranten — Bedecken des Köpfchens mit Sand — die Autotomie beschleunigt, also die zur Depression führenden Ursachen verstärkt.

Wie gesagt, bestätigt mir dies alles, daß wir es mit Depressionen zu tun haben, vor deren Einfluß sich die Stämme durch Abwerfen der Köpfchen zu schützen suchen. Da aber ihre Ursachen kontinuierlich weiter wirken, müssen die neugebildeten Köpfchen immer wieder fallen, bis schließlich die Regenerationskraft erlahmt und der Stamm in latentem Zustande verharrt.

Zu meinen Versuchen mußte ich die Zeit bis zur ersten Autotomie (4—5 Tage) ausnutzen. Versuche, durch Seewasser von 2,7% Salzgehalt die Wirkungen der Depression aufzuheben oder abzuschwächen, da dadurch die Lebensfähigkeit gesteigert wird (vgl. *Podocoryne*), blieben ohne jeden Erfolg.

Tubularia coronata Abilgaard.

Regeneration ganzer Gonophore: Wird ein Teil des Ringwulstes, auf dem die Gonophore sitzen, mitsamt diesen und den aboralen Tentakeln abgeschnitten, so heilt die Wunde, indem sie mit

Epithel überzogen wird. Dann kontrahiert sich der andere Teil des Ringwulstes so, daß die durch den Schnitt entstandene Lücke möglichst verdeckt wird. Das geht langsam vor sich, erreicht aber nach 4 bis 5 Tagen solchen Grad der Vollkommenheit, daß man nur bei genauerem Hinsehen die ehemalige Operationsstelle entdecken kann. Dieser Vorgang erinnert sehr an einen mehrfach aus der Literatur bekannten (z. B. Godlewski, 8), bei welchem der Länge nach gespaltene Stämmchen von *Tubularia* das Bestreben haben, sich aus der Halbierungsrinne ohne Zellvermehrung zu einer Röhre zusammenzuschließen.

Schneidet man den ganzen Ringwulst mit allen Geschlechtsorganen und proximalen Tentakeln fort, so tritt nur Wundheilung, nie aber Neubildung von Gonophoren ein. Die Tentakel werden rasch regeneriert.

Wenn man nur an einer Stelle des Ringwulstes alle älteren Gonophore und die Tentakel ohne das sie tragende Gewebe und die jüngeren Gonophore entfernt, so werden die Tentakel rasch regeneriert, die Gonophore dagegen nicht. Die vorhandenen jungen Gonophore aber wachsen in den 4 bis 5 Tagen bis zur Autotomie des Köpfchens nur sehr wenig nach.

Es gelang mir zweimal, die Oberfläche des Ringwulstes mit der Schere zu rasieren, ohne das Epithel zu verletzen, so daß auch alle jüngeren Anlagen entfernt wurden. Es trat auch hier keine Regeneration ein, sondern das Ektoderm war an allen diesen Stellen bei der Autotomie des Hydranten ohne jedes Geschlechtsorgan.

Isolierte Hydrantenköpfe: Das Verhalten autotomierter Hydranten ist bekannt (5, 22): sie sind nicht imstande, proximal zu regenerieren. Merkwürdig ist, daß bei *Tubularia coronata* nach der Isolation die aboralen Tentakel proximalwärts gerichtet werden. 2 Tage nach dem Abschneiden stirbt der Hydrant und beginnt sich aufzulösen. Die Geschlechtsorgane reifen während dieser Zeit nicht merklich. Die Angaben Morses (22), daß die Gonaden und Eizellen sich bei der Degeneration als am widerstandsfähigsten erweisen, fand ich bestätigt.

Isolierte Gonaden: Wenn auch die Medusoide am Köpfchen sich als widerstandsfähiger erweisen als das Hydrantengewebe, so sterben einzelne Medusoide wiederum schneller als isolierte Tentakel. Die im Innern der Gonaden befindlichen Eier aber überleben ihre Träger. Sie zerfallen stets einige Tage später. Eventuell läßt sich ihr Tod auf die mangelnde Befruchtung zurückführen.

Werden zwei alte Medusoide mit dem sie verbindenden »Stiele«,

an dem für gewöhnlich noch einige ganz junge Anlagen sich befinden, ausgesetzt, so stoßen jene zuerst ihre reifsten Eier aus. Sodann stirbt und zerfällt der Verbindungsstrang und mit ihm die jungen Anlagen. Schließlich verfallen — nach ungefähr 2 Tagen — auch die alten Gonaden diesem Schicksal. Das eine von solchen zwei verbundenen Geschlechtsorganen ist immer um ein weniges jünger als das andere; es stirbt zuerst.

Das Zerfallsprodukt von Hydranten und Gonophoren ist ein körniger, heller Haufe. Einige solcher Haufen, aus ehemaligen Gonophoren entstanden, bildeten bei einer meiner Versuchsreihen nach kurzer Zeit eine glatte Oberfläche, jedoch ohne sich weiter morphologisch zu differenzieren. Sie gingen darauf in stoloartigen, ebenfalls indifferenten Ausläufern auf (nach 7 bis 8 Tagen). Die Zellhaufen die Wilson (30) bei seinen Versuchen über Regeneration nach Dissoziation und Reunition an Hydroiden erhielt und die sich bei ihm durch Stolonisation weiter entwickelten, gleichen den eben erwähnten, von *Tubularia*-Medusoiden gewonnenen im Habitus vollkommen. Ich glaube bestimmt, daß man letztere in einem günstigeren Medium, als es die kleinen Schalen darbieten können, zur Differenzierung und stolonisierenden Weiterentwicklung gelangen lassen kann.

Tubularia larynx Ell. & Sol.

Das zufällig gefundene, äußerst spärliche Material dieser Art wurde nur dazu benutzt, isolierte Teile zu beobachten:

Ein autotomierter Hydrantenkopf mit noch jungen Geschlechtsanlagen zog, im Gegensatz zu *T. coronata*, seine Tentakel ein und rundete sich zur Kugel ab. Durch einen Unfall wurde diese Kugel leider vernichtet.

An den ausgesetzten, isolierten Gonaden dieser Art konnte man deutlich erkennen, daß sie sich weiter entwickelten. Schließlich aber gingen auch sie vollständig zugrunde.

Rückblick.

Die Geschlechtsorgane von *Tubularia coronata* können direkt nicht regeneriert werden.

In isoliertem Zustande besitzen sie keine große Lebenskraft; doch werden sie mit zunehmendem Alter resistenter und sind wahrscheinlich imstande, einige Geschlechtsprodukte zur Reife zu bringen.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie in der Natur durch Reduktion auf ein Mutterkugelstadium imstande sind, zu stolonisieren.

Das würde bei der Autotomie der mit Gonaden bedeckten Köpfchen eine große Ökonomie bedeuten.

Soweit sich das aus den spärlichen Versuchen erkennen läßt, scheint *T. larynx* von beiden Arten die kräftigere und robustere zu sein, was sich in dem Verhalten der isolierten Hydrantenköpfchen und Geschlechtsorgane äußert. — Trotzdem ist *T. coronata* im Golfe von Neapel die bei weitem häufigere Form.

Coryne pusilla Gärtner.

Coryne pusilla bearbeitete ich im Aquarium des Leipziger Zoologischen Instituts, wohin sie mir im Sommer 1911 aus Helgoland geschickt worden war.

Nachdem ich die ersten Versuche daran ausgeführt hatte, starben plötzlich sämtliche Kolonien ab. Die Ursachen dafür sehe ich in den sehr ungünstigen Wasserverhältnissen eines Binnenlandaquariums und in der zu jener Zeit herrschenden hohen Temperatur.

In der Literatur ist über die Regeneration von *Coryne pusilla* nichts vorzufinden.

Es wurden Gonophore vollständig vom Blastostyl abgetrennt; entweder alle vorhandenen oder nur ein einzelnes durch seine Stellung aus dem Gewirr der benachbarten leicht herauszufindendes. Eine Regeneration geschah in keinem Falle!

Blieb ein Teil des Gonophors am Stamme zurück, so wurde er resorbiert, und die betreffende Stelle des Coenosarks glättete sich. Die am Blastostyl verbleibenden Sporophore entwickelten sich, ohne von den operierten beeinflußt zu werden, weiter. Der Hydrant jedoch degenerierte in den meisten Fällen.

Als ich die ersten Versuche über die Regeneration von Hydranten machte — weil, wie erwähnt, darüber noch nichts bekannt ist — starben die operierten Tiere. Dies fiel in dieselbe Zeit, in der auch alle übrigen zugrunde gingen.

Eudendrium.

Technisches und Literatur: Von *Eudendrium* bearbeitete ich in Neapel zwei Arten: *E. insigne* und *E. ramosum*. Beide zeigten in ihrem Verhalten bei den Regenerationsversuchen so viel Übereinstimmung, daß ich sie zusammen behandeln kann.

Den meist mit Schlamm bedeckten *Eudendrium*-Stöckchen schien

der Aufenthalt im Aquarium nicht gedeihlich zu sein. Denn nachdem das erste Autotomieren und Regenerieren einzelner Hydrantenköpfchen (s. u.) erfolgt war — oft aber auch ohne diesen Prozeß —, starb stets die ganze Kolonie ab. Das hat, trotzdem ich nur ganz frisches Material verwandte, auf die Klarlegung der Regeneration ganzer Blastostyle ungünstigen Einfluß gehabt.

Über die Regeneration bei *Eudendrium* ist bisher bekannt, daß die Hydranten an jüngeren Stämmen »mehr und schneller« regenerieren als an alten; ferner, daß die Stämme im Aquarium nach kurzer Zeit vielfach ihre Köpfchen abwerfen, die darauf durch Regeneration ersetzt werden. Andere Beobachtungen haben für meine Versuche kein Interesse.

Regeneration.

1) Blastostyle: Ich schnitt mitunter bei den Versuchen an den Sporophoren gleichzeitig mit dem Blastostyl einen Teil des Hypostoms oder die Tentakel ab. Die Regeneration erfolgte stets direkt und rasch, ohne daß der Hydrant dabei irgendwelche Depressionserscheinungen zeigte.

Wurde dagegen das ganze Blastostyl, d. h. der Hydrant mit den daran sitzenden Gonophoren, an der Basis abgeschnitten, so habe ich danach nie ein definitives Regenerat entstehen sehen. Meist wurde nach etwa 3 Tagen ein kleiner Knopf gebildet, der sich in einen relativ sehr kleinen Fortsatz des Stammes erweitern konnte; dies Gebilde ging jedoch nach kurzer Zeit durch Resorption wieder zugrunde. Es ist dabei wichtig, daß alle dem operierten Blastostyle benachbarten Zweige des Stöckchens abstarben.

2) Weibliche Gonophore: Ganz abgeschnittene Sporophore regenerieren nie, weder wenn sämtliche am Blastostyl sitzende, noch wenn nur einzelne aus dem Kranze entfernt sind. Im letzteren Falle reifen aber die überbleibenden normal weiter, d. h. so wie die Sporophore nicht operierter Blastostyle. Da ich nie zu gleicher Zeit weibliche und männliche Kolonien im Bassin hatte (männliche erhielt ich nur einmal), konnte eine Weiterentwicklung nach der Eireifung nicht stattfinden.

Schnitt ich die Sporophore halb ab, so konnte man an dem überbleibenden Teil keine Veränderung wahrnehmen. Der behält seine halbkugelförmige Gestalt bei und entleert seine Eier gleichzeitig mit den normalen Gonophoren des Blastostyls. Beachtenswert dabei ist, daß in längeren Zwischenräumen von der Wundfläche kleine Plasma-

partikelchen in Kugelform sich ablösen. Es kann sich dabei nur um Fragmente von Eiern handeln, die durch den Schnitt verletzt worden sind.

Den Geschlechtsorganen der Eudendrien kommt eine gute Wundheilungskraft zu. Sind aber die Verletzungen so stark, daß der Zusammenhang des Gewebes gelockert wird und Lageverschiebungen entstehen, so heilen die Wunden zwar auch, aber die alte Form wird nicht wieder hergestellt. Nebeneinanderstehende, in solchem Maße verletzte Gonophore fließen an der Basis ineinander über und eine Grenze zwischen ihnen läßt sich nicht mehr feststellen. In solchem Falle werden die Gewebemassen vom Blastostyle stets resorbiert. — Die Reparationskraft fehlt hier also den Geschlechtsorganen.

3) Männliche Gonophore: Die einzige Kolonie mit männlichen Geschlechtsknospen, die ich von *Eudendrium insigne* bearbeiten konnte, war in allen ihren Teilen sehr lebenskräftig und wurde auch sofort nach der Einlieferung ins Aquarium zu den Versuchen benutzt. Dennoch starb sie nach 4 Tagen ab. Schon vorher waren durch die Operationen an den Geschlechtsorganen einige der dazugehörigen Hydranten degeneriert.

Die männlichen Gonophore verhalten sich, ob ganz oder halb abgeschnitten, wie die weiblichen: es tritt nie Regeneration aber auch kein Stillstand in der Entwicklung ein. Auch Verletzungen gegenüber sind sie den weiblichen Geschlechtsorganen gleich. Hierbei kann man an den großen Objekten deutlich erkennen, daß, wo der Hoden nur stellenweise entfernt ist, auch dort die Lücke nie durch Regeneration oder Umlagerung ersetzt wird, sondern unausgefüllt bleibt.

4) Isolierte Hydranten: Abgeschnittene Hydrantenköpfe regenerieren proximalwärts Stolone, die sich am Boden der Glasschale festheften. Nach einigen Tagen degenerieren die Hydranten und ihr Gewebe wird ganz vom Stolo aufgesogen. Diese Fähigkeit der *Eudendrium*-Hydranten ist bemerkenswert, da sie nur sehr wenigen Hydroiden zukommt.

5) Isolierte Blastostyle: Übereinstimmend mit der geringeren Regenerationskraft der gonophortragenden Hydranten gegenüber den sterilen zeichnen sich jene auch, wenn sie abgeschnitten sind, durch ihre passive Haltung aus. Auch wenn sie mit einem kleinen Stückchen des Stammcoenosarkes in Zusammenhang gelassen werden, regenerieren sie proximalwärts keinen Stolo. 6 Tage lang können sie unverändert auf dem Boden der Glasschale liegen, während die Sporophore an ihnen weiterreifen. Nach dieser Zeit oder schon

früher zerfällt, falls vorhanden, das anhängende Stammcoenosark. Wenn dieses verschwunden ist, beginnt der Hydrant selbst von der distalen Region aus zu zerfallen. Die Eier überleben das somatische Gewebe, gehen aber schließlich auch zugrunde, weil ihnen die Befruchtung fehlt.

Daß den Blastostylen, auch in Verbindung mit kleinen Stücken von Stammcoenosark, die Fähigkeit mangelt, Stolone zu regenerieren, ist nicht zu verwundern; man muß bedenken, daß zur Reifung der Eier in den Sporophoren Energie nötig ist, die wahrscheinlich jede andere Wachstumstätigkeit verhindert.

6) Isolierte Gonophore: Bei diesen hebt sich 2 bis 3 Tage nach der Isolation eine starke Chitinhülle außen deutlich sichtbar ab, die man bei ihnen, wenn sie am Hydranten sitzen, nie so stark bemerkt. Bald darauf hebt sich innen das Plasma von dieser Hülle ab; es verkleinert sich demnach. Dabei wandelt sich die bis dahin orangerote Farbe in eine dunkel braunrote um. Daß das Gonophor nach dieser inneren Veränderung noch nicht tot ist, sieht man aus dem täglich wechselnden Aussehen des von großen Hohlräumen durchsetzten Gebildes. Es hat den Anschein, als ob eine zweischichtige Hohlkugel sich bilden wollte. In Wirklichkeit ist dies nie eingetreten, geschweige denn eine Stolonisation erfolgt.

Vielleicht wäre es, wenn man isolierte Gonophore in einem großen Bassin mit fließendem Wasser hielte, doch möglich, ihre Umwandlung zu Stolonen vor sich gehen zu lassen.

Rückblick.

Die Sporophore von *Eudendrium* besitzen nicht die geringste Regenerationskraft. Sie sind aber so widerstandsfähig, daß sie auch nach sehr schweren Gewebeverlusten weiter leben und ihre Geschlechtsprodukte reifen können. Nur dann, wenn sie in allen ihren Teilen gestört werden (und dadurch auch alle ihre Geschlechtsprodukte verletzt sind), gehen sie durch Resorption zugrunde.

Trotz eines großen Wundheilungsvermögens besitzen sie nicht die geringste Reparationskraft.

Wenn das Sporophor aus dem Zusammenhang mit dem Blastostyl gelöst wird, hört seine Weiterentwicklung auf und das ganze Gebilde erfährt eine Umformung, deren Ziel mir nicht bekannt ist.

Bei manchen der Versuche ist die mangelnde Befruchtung hinderlich gewesen; eine Änderung des Regenerationsgeschehens aber dürfte sie schwerlich hervorrufen können.

Cordylophora lacustris.

Technisches und Literatur: Die Versuche mit *Cordylophora lacustris* führte ich im Sommer 1911 aus. Sie waren als Vorversuche gedacht, um zu sehen, welche Resultate ich bei der Regeneration der Gonophore im großen und ganzen zu erwarten hätte, worauf ich demgemäß mein Hauptaugenmerk richten müßte und wie die Operationen und Beobachtungen technisch am besten anzustellen seien. Deshalb zeichnet diese Versuche in mancher Hinsicht eine große Unvollständigkeit aus. Wie sich nun nachträglich herausgestellt hat, gehören aber gerade die Versuche mit *Cordylophora* zu den wichtigsten und interessantesten der ganzen Reihe. Zu ihrer Deutung mußte ich die aus den Schnitten durch das konservierte Material gewonnenen Ergebnisse verwenden.

Die Versuche wurden am »Süßen See« bei Mansfeld (etwa 0,8 % Salzgehalt), in welchem *Cordylophora lacustris* vorkommt, ausgeführt.

Aus der Literatur ist bekannt, daß halb abgeschnittene Hydranten sich durch Umformung wieder herstellen und durch eine »Streckzone« ihre Größe wieder erreichen. Ferner hat Price (24, S. 28) gefunden, daß Hydranten regeneriert werden, und ebenso Teile des Hydrocaulus, durch Einschieben hinter dem regenerierten Hydranten. Abgeschnittene Hydranten regenerieren basalwärts einen Stolo.

Regeneration der Gonophore: Gonophore, die an ihrer Basis abgeschnitten werden, regenerieren, jedoch nicht immer. Es stehen in meinen Protokollen etwa 40 % Regenerationen gegenüber 60 % Nichtregenerationen. Dies Resultat ist befremdend, da in allen meinen übrigen Versuchen das Verhalten der Geschlechtsorgane stets fast durchgehend übereinstimmend für die einzelnen Gruppen war. Aus den Zeichnungen in meinen Protokollen geht jedoch hervor, daß es sich in Fällen, in denen die Regeneration erfolgte, stets um ♀, wo sie ausblieb, um ♂ Gonophore handelte. Mit Bestimmtheit kann ich dies nicht behaupten, da ich versäumt habe, das Geschlecht der Versuchsobjekte jedesmal mit zu notieren.

Tritt die Regeneration ein, so wird binnen 40 Stunden vom Regenerat die Größe des abgeschnittenen Gonophors erreicht, gleichgültig wie alt und wie groß dies gewesen. Dies besagt mit andern Worten, daß die alten Gonophore schneller regenerieren als die jungen. Das Regenerat war in jedem Falle eine zweischichtige, bruchsackartige Knospe ohne Differenzierung. Es liegt hier nun

nicht etwa Heteromorphose vor, sondern diese Erscheinung hängt mit den Eizellen zusammen.

War die Knospe beim Abschneiden noch so jung, daß noch nicht alle Eizellen in sie eingewandert waren — was eine verhältnismäßig große Zeit in Anspruch zu nehmen scheint —, so rücken die noch im Coenosark des Stammes befindlichen und für das Gonophor bestimmten Eizellen direkt in das Regenerat, und nach 40 Stunden können wir einzelne von ihnen bereits im distalen Pol der Knospe antreffen. In ihrer Umgebung beginnt sich das Entoderm nach innen vorzustülpen, was den Beginn der Differenzierung zum endgültigen Gonophor bedeutet.

Waren aber schon alle Keimzellen in die abgeschnittene Knospe eingewandert, so müssen aus dem Ektoderm der Keimzone im Hauptdrantenstiel neue Keimzellen nach dem Regenerat wandern, ja vielleicht erst neu gebildet werden! Wir treffen also nach 40 Stunden, nach welcher Zeit ich die Versuchsobjekte leider stets konservierte, die großen Eizellen auf dem Wege nach der Knospe, mitunter schon in deren Basis.

Die Verhältnisse ändern sich nicht, wenn über dem operierten Gonophor ein zweites, jüngeres sitzt. Man könnte erwarten, daß die auf dem Wege nach dem oberen Gonophor befindlichen Keimzellen in das ihnen näher liegende Regenerat wandern würden. Dieses ist durchaus nicht der Fall. Die für die obere Knospe bestimmten Eizellen gelangen ohne Ausnahme an ihren Bestimmungsort, während neue von der Keimbildungsstätte für das Regenerat aufrücken.

Aus dem Gesagten erklärt sich die anfängliche Regeneration einer zweischichtigen Knospe, die die Größe normaler Knospen ohne Differenzierung überschreiten kann; denn nur die Eizellen können die Gonophore veranlassen, sich zu differenzieren. Im übrigen aber ist die Regeneration von der An- oder Abwesenheit von Eizellen unabhängig.

Aus sich heraus aber hat das Regenerat nicht die Kraft, von seiner ursprünglichen zweischichtigen Struktur abzuweichen. Daher sehen wir bei der Regeneration, wo die Eizellen mitunter — bei alten Knospen — lange auf sich warten lassen, große sackartige Gebilde entstehen, die erst sehr spät, mitunter in ausgewachsenem Stadium, sich zu differenzieren beginnen. Ob die Differenzierung aktiv durch die Eizellen, wie z. B. durch Druck, bewirkt wird, oder ob sie durch die bloße Anwesenheit der Eizellen im Gonophor ausgelöst wird, kann ich nicht entscheiden.

Wird einem Gonophore die distale Hälfte abgeschnitten, so regeneriert auch in etwa 40 Stunden der abgeschnittene Teil als zweischichtige Knospe. Der basale, stehengebliebene Teil aber paßt sich dieser zweischichtigen Struktur durch Umwandlung an. Seine Keimzellen wandern nach dem Ektoderm.

Wie erwähnt, besitzen wahrscheinlich nur die weiblichen Gonophore der *Cordylophora lacustris* die Fähigkeit, ganz oder teilweise zu regenerieren. Den männlichen Gonophoren kommt diese Fähigkeit nicht zu.

Goette (9) führt in seinem Abschnitt über *Cordylophora lacustris* aus, daß die Eizellen die innere Differenzierung der Gonophore nicht aktiv herbeiführen. Einmal erklärt er dies aus der Struktur junger Geschlechtsorgane (Taf. VIII, Fig. 177—178) und der Weichheit der Eizellen (Fig. 179), und anderseits daraus, daß er differenzierte Gonophore gefunden hat, in denen nur in der Basis wenige Eizellen saßen (Fig. 180—182). — Anderseits nimmt Goette an, daß, trotzdem die konkrete Bildung der Keimträger nicht durch den Einfluß der Keimzellen eintritt, doch phylogenetisch das Innenektoderm nur unter dem Einfluß der Keimzellen entstand, und daß seine häufige Selbständigkeit in den weiblichen Gonanten einen sekundären Zustand darstellt.

Demnach hätte ich in dem regenerativen Verhalten der *Cordylophora*-Gonanten einen primitiven Vorgang, gewissermaßen einen Atavismus gefunden, indem dabei die innere Differenzierung erst durch die Anwesenheit der Keimzellen bewirkt wird.

Ich will mich, zumal bei der großen Unvollständigkeit und Unsicherheit meiner Untersuchungen, jeder weiteren Erörterung dieser so überaus interessanten Verhältnisse hier enthalten. Ich behalte mir vor, die Wachstums- und Regenerationsverhältnisse bei *Cordylophora* sehr genau zu untersuchen und die vorstehenden Ausführungen zu ergänzen, bzw. zu berichtigen.

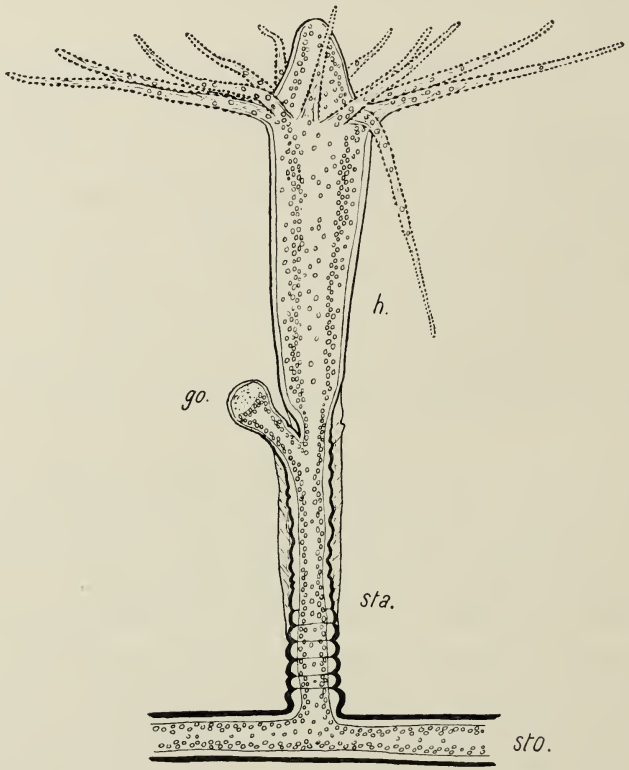
Pachycordyle fusca nov. spez.

Einleitendes: Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel entdeckte ich auf Halmen von *Cymodocea nodosa* — also in einer Tiefe von 2 bis 4 m vorkommend — einen bisher unbekannten Hydroidpolypen, den ich zum Genus *Pachycordyle* Weismann stelle, von dem die beiden Arten *P. napolitana* Weismann und *P. Weismanni* Hargitt bisher ebenfalls nur in

der Bucht von Neapel gefunden sind. Meine dritte Art nenne ich, der braunen Farbe wegen, *Pachycordyle fusca.*

Der sehr einfach gebaute Polyp ist wegen seiner systematischen Stellung, seines morphologischen Aufbaues und in biologischer Hinsicht sehr interessant. Ich kann mich hier nicht auf eine eingehende Schilderung aller seiner Verhältnisse einlassen, sondern muß das auf

Fig. 3[1]).



Stamm der *Pachycordyle* mit den Zooxanthellen im Entoderm.
sto. Stolo; *sta.* Stamm; *go.* Gonophor; *h.* Hydrant. Vergr. 36fach.

eine besondere Veröffentlichung verschieben. Trotzdem muß ich für das Verständnis des folgenden Kapitels einige Angaben machen.

Wie die Stämmchen sich aufbauen, ersieht man ungefähr aus Fig. 3. Auf kurzem Stamm, der von einem teilweise sehr starken

[1]) Die innere Begrenzung bei den Zeichnungen von *Pachycordyle fusca* gibt stets die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm an. Die Begrenzung des Entoderms nach dem Gastrovascularraum zu konnte an den lebenden Objekten wegen der Zooxanthellen nicht erkannt werden.

Perisark umgeben ist, sitzt ein in normalem Zustande schlanker Hydrant. Die Gonophore werden an der Übergangsstelle zwischen beiden angelegt.

Zooxanthellen: Dem ganzen Hydrocaulus geben symbiontische Zooxanthellen eine charakteristisch gelbbraune Färbung. Diese Zooxanthellen, an denen ich einige interessante Beobachtungen machen konnte, kommen ausschließlich im Entoderm aller Teile vor und flottieren gelegentlich in der Flüssigkeit des Gastrovaskularraumes.

Dieses Sichbeschränken der gelben Algen auf das Entoderm war für meine Untersuchungen von großem Vorteile. Denn dadurch war es mir möglich, immer mit Bestimmtheit die Grenzen des Entoderms gegen das Ektoderm am lebenden Objekte zu erkennen, da die Symbionten sehr zahlreich waren.

Über einige interessante Beobachtungen an diesen Zooxanthellen und über das Vorkommen anderer Symbionten an andern Hydroiden behalte ich mir ebenfalls vor, an anderer Stelle zu berichten.

Die Geschlechtsverhältnisse: Während bei *Pachycordyle napolitana* und *P. Weismanni* die Keimzellen, welche bei allen drei Pachycordylen im Ektoderm der Basalregion des Stammes entstehen, nur im Entoderm nach den Gonophoren wandern, konnte ich die entstehenden und wandernden Keimzellen bei meiner Form nur im Ektoderm antreffen.

Was den Bau der Gonophore anbelangt, so sind sie sehr einfach gebaut, und die beiden Geschlechter stimmen im Prinzip miteinander überein. Eine Vorstellung von Aufbau und Entwicklung beider Gonophore kann man aus den schematischen Zeichnungen der Fig. 4 und 5 gewinnen, während in Fig. 6 und 7 Längsschnitte durch weibliche Gonophore vom Stadium 2 und 3 bis 4 wiedergegeben werden (vgl. unten).

Äußerlich betrachtet, geht die zuerst kugelrunde Knospe in eine ovale Form über, aus welchem Gebilde sich später eine kuglige Keimzone von einem schlanken Basalteile differenziert.

Die innere Entwicklung geht mittels eines Glockenkernes vor sich. Während dieser mit seinem Rande sich basalwärts hinabzieht, so daß er auf optischen Querschnitten ein bohnenförmiges Aussehen gewinnt, wandern die ersten Keimzellen in das Gonophor ein und gelangen in die entstehende innere Glockenkernlamelle (Fig. 4*a* und Fig. 5*b*). Dabei langen die Glockenkernlamellen immer weiter basalwärts hinab.

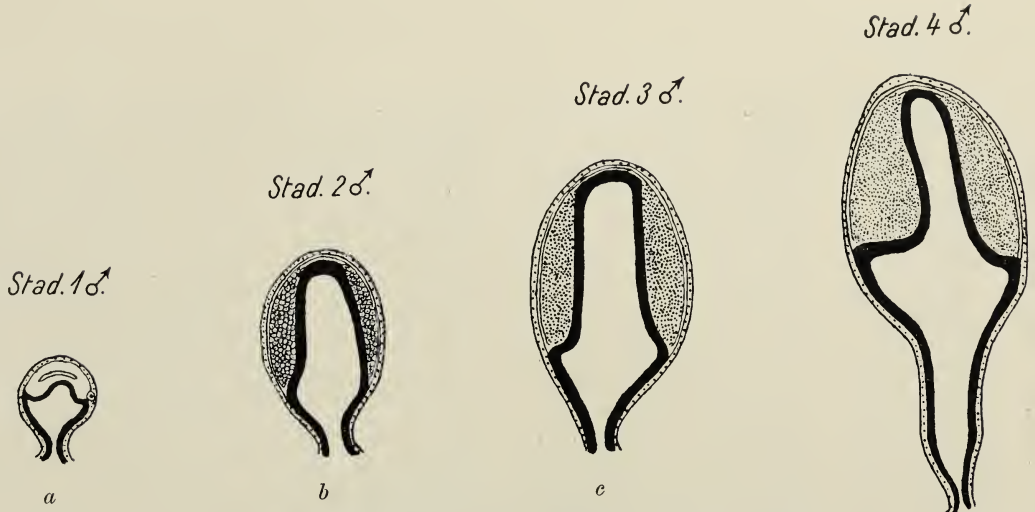


Fig. 4. Schematische Darstellung der Entwicklung eines männlichen Gonophors in vier Stadien; gleichzeitig die verschiedenen Altersstufen für die Operationen darstellend. Vergr. 39 fach.

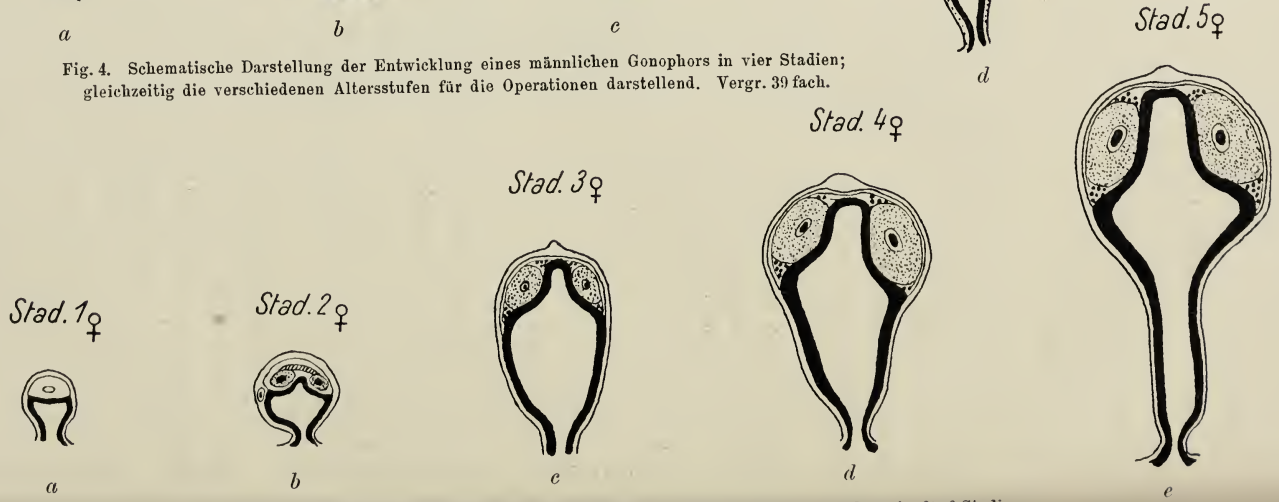
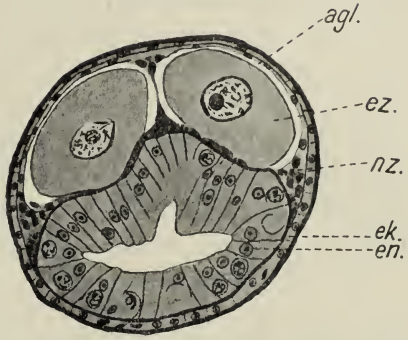


Fig. 5. Schematische Darstellung der Entwicklung eines weiblichen Gonophors in fünf Stadien;

Beim männlichen Gonophor teilen sich die Keimzellen sehr rasch, so daß sehr bald ein ansehnliches Hodenpolster entsteht. Mit dem Hoden wächst die innere Glockenkernlamelle zum Füllgewebe aus, und nur der Teil, der vom Hoden unberührt über dem distalen Pole des Spadix liegt, erhält seine lamelläre Struktur (vgl. Fig. 7). Die äußere Glockenkernlamelle bleibt dagegen vollständig erhalten, wenn sie auch sehr dünn wird. Die Entleerung des Hodens erfolgt durch einen Gonophormund am distalen Pole. Nach dem Hodenaustritt bleibt das Füllgewebe zurück, und der Spadix dehnt sich breit aus. In diesem Zustande wird dann das Gonophor resorbiert.

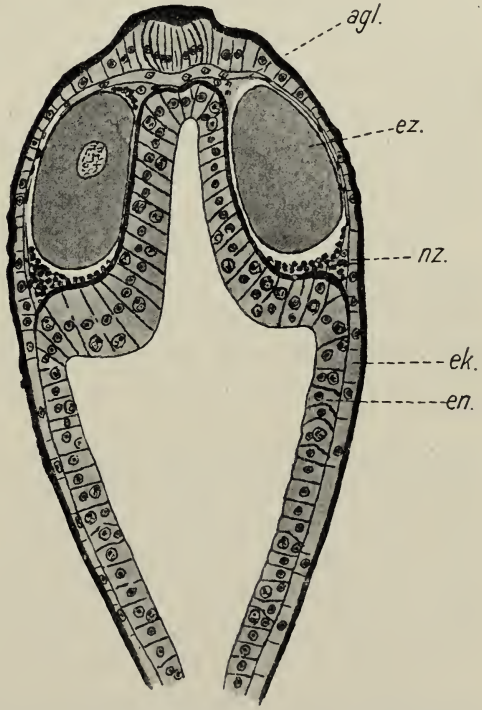
Genau dieselbe Entwicklung findet man am weiblichen Geschlechtsorgan. Die Eier nisten sich ebenfalls in dem Gewebe der inneren Glockenkernlamelle ein, wobei diese verschwindet. Ihre Zellen lösen sich voneinander und werden zu kleinen, stark färbbaren Zellen, die in Fig. 6 und 7

Fig. 6.



Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor ungefähr vom Stadium 2. *en.* Entoderm; *ek.* Ektoderm; *agl.* äußere Glockenkernlamelle; *ez.* Eizelle; *nz.* Nährzellen. Vergr. 300 fach.

Fig. 7.



Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor ungefähr vom Stadium 3. Dieselben Bezeichnungen wie Fig. 6. Vergr. 300 fach

in der Nachbarschaft der Eizellen zu sehen sind. Diese Zellen fungieren als Nährzellen. Auch die Eier treten durch einen distalen Gonophormund aus. Nach dem Austreten haften sie noch eine Zeitlang an der Oberfläche des Gonophors, wahrscheinlich der Befruchtung harrend. Erst nachdem die Eier abgefallen sind, wird das Gewebe des Gonophors vom Stamme resorbiert. Nach dem Austritt der Eier bleibt ein Raum zwischen Ektoderm und Spadix in der distalen Region frei (Fig. 19). Die Resorption erfolgt unter ständiger Verkleinerung der vorhandenen Struktur.

Die Gonophore werden an den Stämmchen nicht ständig gebildet, sondern jede Kolonie weist Perioden geschlechtlicher Tätigkeit auf, die nur kurze Zeit dauern und von Ruhepausen unterbrochen werden.

Daß es sich hierbei nicht um Verhältnisse handelt, die durch den Aufenthalt im Aquarium hervorgerufen werden, ergibt sich aus dem Verhalten meiner zweiten weiblichen Kolonie. Als diese aus dem Golfe gebracht wurde, besaß nur ein einziger Stamm ein sehr reifes weibliches Gonophor, das sich sehr bald seiner Eier entledigte; an vielen der andern Stämme ließen sich noch Spuren von Gonophoren aus Gonothekaresten erkennen. Es handelte sich demnach um eine Kolonie, die gerade aus einer Geschlechtsperiode in eine Ruhepause übertrat. Nach einigen Tagen wurden bereits wieder junge Geschlechtsorgane an der ganzen Kolonie sichtbar.

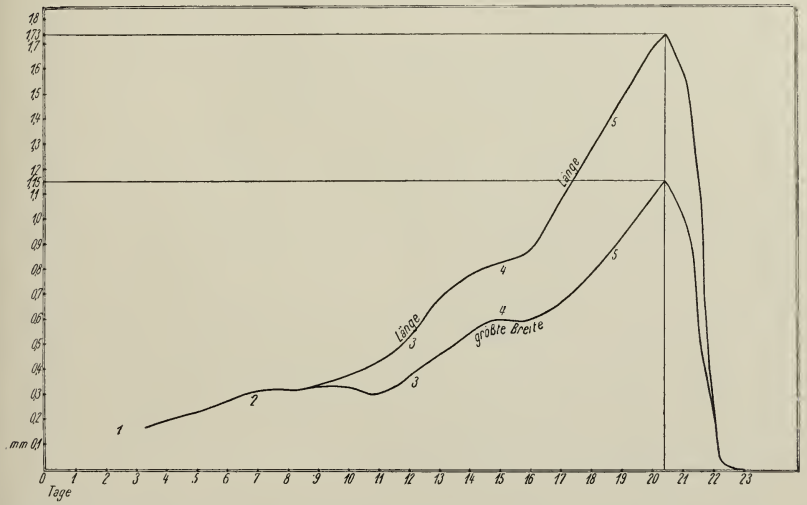
Während der vollen Geschlechtstätigkeit sieht man an den Stämmen nicht mehr als 4 Gonophore; nur mitunter treten 6 Geschlechtsorgane zu gleicher Zeit auf. Ihre Verteilung am Stamme dem Alter nach wird, von oben gesehen, durch folgendes Schema charakterisiert: 1 3 $\frac{5}{6}$ 4 2. Mehr Gonophore scheinen während einer Geschlechtsperiode überhaupt nicht gebildet zu werden. Gewöhnlich wird das letzte gerade dann angelegt, wenn das älteste nach Abgabe der Geschlechtsprodukte in Reduktion begriffen ist. Soweit ich es an dem Material meiner männlichen Kolonie erkennen konnte, werden nicht so viele Gonophore an männlichen Stämmen angelegt und ausgebildet, wie an den weiblichen.

Wenn bei Beginn einer Geschlechtsperiode an der Grenze zwischen Hydrant und Stamm, wo das Perisark des Stammes sehr dünn ist (vgl. Fig. 3), das erste Gonophor angelegt ist, wächst der Stamm durch intercalares Wachstum ein wenig über diesem Gonophor bis zur Anlage des zweiten, so daß beide in einem bestimmten Ab-

stande voneinander stehen. Dasselbe geschieht bei der Anlage jedes neuen Gonophors, so daß der Stamm während der Geschlechtsperiode bedeutend an Größe zunimmt. Die Abstände zwischen den einzelnen Gonophoren kann man aus Fig. 16*a*, 18*a*, 22 u. 23 ersehen.

Durch tägliche genaue Messungen und Zeichnungen der wachsenden weiblichen Gonophore kam ich zu einem interessanten Ergebnis, das in der Fig. 8 (Kurve) dargestellt ist. Die Messung der Gonophore wird freilich sehr erschwert durch die Pulsation des Objektes, die durch den Nahrungsstrom in seinem Innern und dem Gastro-

Fig. 8.



Graphische Darstellung des Wachstums eines Gonophors (weiblich). Die Zahlen auf der Abszisse bedeuten die Anzahl der Tage, die auf der Ordinate die Größenabstände in Millimetern. 0,1 mm entspricht immer 20 Stunden Entwicklungszeit. Die Zahlen an der Kurve geben die betreffenden Stadien wieder.

vascularraum hervorgerufen wird. Zu einem einheitlichen Ergebnis kam ich dadurch, daß ich Messung und Zeichnung ausführte, wenn das Gonophor sich gerade möglichst in die Länge gestreckt hatte. Zur Aufstellung der Kurve mußte ich die Maße von Länge und Breite verwenden, da eine Inhaltsberechnung aus der Zusammenstellung der mathematischen Figuren, wie Kugel, Ellipsoid, Kegelstumpf usw., zu ungenau ist.

Die Kurve ist so aufgestellt, daß 20 Stunden Entwicklungszeit auf der Abszisse einem Größenwachstum von 0,1 mm auf der Ordinate entsprechen. Der Übersichtlichkeit halber habe ich jedoch auf der Abszisse keine Stunden, sondern Tage angegeben.

Ich habe verschiedene Gonophore in ihrem Wachstum verfolgt und in der Kurve das eine dargestellt, dessen Werte in allen Stadien ungefähr dem arithmetischen Mittel der bei den andern Gonophoren gefundenen Werte gleichkam. Größere Differenzen zeigten sich übrigens nur in den definitiven Größen der Geschlechtsorgane. Es handelt sich bei diesen Feststellungen nur um weibliche Gonophore.

Die Messungen an den eben angelegten Gonophoren, die zunächst nur als Ausstülpungen der Hydrantenleibeswand existieren, sind zu ungenau, um sie für die Kurve verwerten zu können. Ich habe daher den ersten Verlauf der Kurve nicht gezeichnet. Bedauerlicherweise ist mir aber gerade dieser Teil von großer Wichtigkeit, wie man später sehen wird.

Wenn man mit dem Verlaufe der Kurve die in Fig. 5 *a—e* wiedergegebenen Entwicklungsstadien vergleicht, die durch die betreffenden Zahlen an der Kurve vermerkt sind, so erkennt man folgendes: Die gleichmäßig verlaufende Entwicklung des Gonophors bleibt ungefähr am 7. Tage stehen, ja es ist sogar eine geringe Größenabnahme zu bemerken. Das ist die Zeit kurz bevor das Gonophor seine kugelrunde Gestalt in eine länglich ovale verwandelt.

Weiterhin setzt eine deutlich bemerkbare Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen dem 14. und 15. Tage ein. Das ist die Zeit, die dem Stadium 4 ungefähr entspricht und dem Stadium 5 vorausgeht, wo also die Differenzierung in eine breite Keimzone und eine schlanke Basalzone einsetzt.

Diese Erfahrungen wiederholten sich an allen beobachteten Objekten. Nach Entleerung der Eier erfolgt sofort eine große Abnahme der Größe, da dadurch ja die Keimzone verkleinert wird. An diese Größenabnahme schließt sich kontinuierlich diejenige durch Resorption nach Abfall der Eier an. In einer Größe von 0,2 bis 0,3 mm erreicht das schwindende Organ seine ursprüngliche Kugelgestalt wieder.

Kurz gesagt, ergibt die Aufstellung der Kurve folgendes Resultat: Vor der jedesmaligen Gestaltsveränderung bleibt das Wachstum stehen. Es hat den Anschein, als ob zu der anders gestalteten Gewebeverteilung erst eine genügende Menge Energie gesammelt werden müßte. Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit, die durch einen »Wechsel in der Konsistenz und der Gewebeverteilung« hervorgerufen wird, ist bereits bei Seesternen nach Anlage der Coelomtasche, bei der Actinotrocha der *Phoronis*, der Streckgastrula der

Tunikaten, bei der Planula der Planarien und bei Ctenophorenlarven vor der Verwandlung bekannt (Przibram, 25).

Wie gesagt, sind die jüngsten Stadien der Gonophorenentwicklung, in die die Bildung des Glockenkernes fällt, nicht genau meßbar. Man kann aber aus dem eben Erwähnten mit Leichtigkeit sich denken, daß auch vor der Bildung des Glockenkernes eine Stockung in dem Gonophorwachstum eintritt, zum mindesten, und das ist das wichtigste, daß zu seiner Bildung eine größere Energie nötig ist, als zum Fortwachsen eines gleichmäßig differenzierten Gewebes, oder daß die Wachstumsenergie in ihrer Wirkung unterbrochen wird, um für die Gewebsveränderung verbraucht zu werden. Ich werde hierauf später noch einmal zurückkommen.

Aquariums-Depression: Als die Kolonien, männliche wie weibliche, mir ins Aquarium geliefert wurden, waren die Hydranten schlank und in völlig normalem Zustande. Nie fand ich an frischem Material einen Stamm, dessen Hydrant abgeworfen war. Ausgenommen hiervon ist eine Kolonie, die ganz von Diatomeen überwuchert war. Bei Störungen, wie Berührung, starker Erschütterung usw., kontrahierten sich die Hydranten nie, wie z. B. *Hydra* es tut, sondern sie bogen sich an ihrer Basis um. Mitunter stülpten sie dabei noch ihr Hypostom um und schleuderten aus der Gastralhöhle Nahrungsmassen heraus.

Nach einigem Verweilen im Aquarium — wenigen Stunden bis mehreren Tagen — beginnen zunächst einzelne Hydranten einen eigentümlichen Prozeß durchzumachen. Sie nehmen ein dick-keulenförmiges Aussehen an, das ganz der Schilderung entspricht, die Weismann (31) von dem Aussehen der *Pachycordyle napolitana* als normal angibt. Da W. erwähnt: »Die Hydranten sind in der Jugend klein und schmal, fast spindelförmig, wie bei *Perigonimus*, später aber werden sie kurze, dicke Keulen, ja oft nahezu Sphäroide, und erreichen die bedeutende Größe von nahezu 1 mm Durchmesser«, so glaube ich, daß die schlanke Polypengestalt auch für diese Tiere das Normale ist, und daß sie die keulenförmige Gestalt erst im Aquarium annehmen.

Diese keulenförmige Gestalt leitet einen Degenerationsprozeß ein. Sehr bald beginnen bei ihrem Auftreten die Tentakel zu schrumpfen. Dann, während sich das Hypostom schließt und der Hydrant eine kugelförmige Gestalt annimmt, faulen die Tentakel direkt ab; sie werden nicht etwa durch das Gewebe des Hydranten resorbiert. Die aus dem Hydranten entstandene zweischichtige,

glatte Hohlkugel wird nun verhältnismäßig rasch vom Stamme resorbiert.

Wenn dieser Prozeß beendet ist, beginnt sofort vom Stammende aus die Regeneration eines neuen Hydranten. Obgleich die Erscheinung nicht bei allen Stämmen der Kolonie zu gleicher Zeit auftritt, werden früher oder später doch alle Hydranten davon betroffen.

Einige Tage nach der ersten Degeneration des Hydranten wiederholt sich der Vorgang der Resorption und Regeneration auf die gleiche Weise; und nun tritt er in immer kürzeren Zwischenräumen auf, bis schließlich einmal — etwa einen Monat nach dem Einsetzen ins Aquarium — die Regeneration nicht mehr erfolgt und das Leben des Stammes latent verharrt. Trotz der zeitlichen Verschiedenheit in der Degeneration der einzelnen Hydranten tritt dieser »Tod« bei allen Individuen fast gleichzeitig ein. Nachdem dann die Kolonie eine längere oder kürzere Zeit ohne Hydranten verharrt hat, können ohne äußerlich sichtbare Ursachen plötzlich alle oder ein Teil der Hydranten neu gebildet werden. Dann geht das Spiel der wiederholten Resorption und Regeneration bald wieder von neuem an, bis abermals ein Latentwerden des Lebens eintritt.

Es ist augenscheinlich, daß sich hier die Wirkung einer Depression zeigt, und man könnte sie mit der bekannten, bei Hydren vorkommenden in Einklang bringen. Hier besitzt der Stamm die glückliche Fähigkeit, den degenerierenden Hydranten zu resorbieren und sofort einen neuen, ungeschwächten zu bilden, bis er endlich durch die lange Dauer der Depression so geschwächt ist, daß er nicht mehr zur Hydrantenneubildung imstande ist. Ein Analogon zu der ganzen Erscheinung finden wir bei *Tubularia* und *Eudendrium*, deren Köpfchen im Aquarium in immer kürzeren Zwischenräumen autotomiert werden, bis auch hier die Stämme die Regenerationskraft verloren haben (vgl. Godlewski, 8).

Die Ursache der Depressionen kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben, sie aber sehr leicht vermuten. In der See kommen sie scheinbar nicht vor, da ich, wie gesagt, nie Stämmchen mit fehlenden Hydranten traf. Deshalb müssen es die Verhältnisse des Aquariums sein, die hier wirken und die bekanntlich auf die Hydroiden einen ungünstigen Einfluß ausüben. Konzentration des Salzgehaltes, Wasserdruck, Temperatur, Licht, Sauerstoffgehalt, Bewegung des Wassers, alles ist im Aquarium gegenüber der Natur ein wenig verändert und wirkt auf die Stämmchen ein.

Es ist nun auffällig, daß die Depressionen sich gerade an den

Hydranten äußern. Es ist ja möglich, daß die andern Teile durch die starke Perisarkhülle geschützter sind, doch kommt mir diese Annahme nach allem, was ich noch ausführen werde, sehr unwahrscheinlich vor. Ich nehme an, daß die Depression ausschließlich auf die Hydranten wirkt, abgesehen von den Geschlechtsorganen, worauf ich noch zu sprechen komme.

Der Stamm kann nach der letzten Resorption des Hydranten beim Latentwerden des Lebens auch vollkommen von dem Stolonengewebe resorbiert werden. Er wird dann nicht wieder regeneriert. In diesem Falle werden auch die an dem Stamme befindlichen Gonophore mit resorbiert. Wenn sie sehr alt sind, können sie freilich auch zur Frühreife veranlaßt werden, wobei sie die Gestalt und das Aussehen eines reifen Gonophors annehmen, nur in ein wenig kleineren Dimensionen, und ihre Geschlechtsprodukte entleeren. Für gewöhnlich aber, also wenn der Stamm nicht resorbiert wird, werden die Gonophore von den Depressionen nicht zur Resorption oder Frühreife gezwungen.

Die histologischen Vorgänge bei der Degeneration der Hydranten stimmen im wesentlichen mit denen bei *Hydra* überein. Zunächst tritt eine starke Abflachung der Zellen ein durch den Druck, mit dem sie sich zusammenpressen. Dann verschwinden zum Teil die Zellgrenzen und ein großer Teil des Gewebes geht in die Leibeshöhle über. Auffällig chromatinhaltige Kerne habe ich nicht entdecken können; ebenso bleibt das Gastrallumen offen.

Depressionen führen bei Protozoen zu geschlechtlicher Tätigkeit. Man hat vielfach versucht, eine ähnliche Beziehung zwischen Depression und Geschlechtstätigkeit auch bei *Hydra* nachzuweisen. Zu einem endgültigen Resultate ist man dabei noch nicht gelangt und hat derartige Beziehungen mit Sicherheit nicht nachweisen können; es besteht aber die Wahrscheinlichkeit, daß sie dennoch vorhanden sind. Trotzdem es mir nun unwahrscheinlich erschien, daß die sich an den Hydranten der *Pachycordyle fusca* äußernden Depressionen, die sich von den bei Hydren vorkommenden immerhin unterscheiden und die durch die Verhältnisse des Aquariums hervorgerufen werden, daß diese Depressionen das Sexualleben der *Pachycordyle* hervorrufen oder beschleunigen könnten, ließ ich es mir doch angelegen sein, nach etwaigen geschlechtlichen Wirkungen der Depressionen zu fahnden. Die Annahme lag nicht allzufern, daß durch die rasche Resorption des Hydranten im Stamme Energiespannungen entstehen könnten, welche fördernd auf die Entwicklung oder Anlage der Ge-

schlechtsorgane einwirken. Weiß man doch aus der Literatur (Torrey, Driesch), daß die Beeinflussung eines Hydranten auf den Stamm relativ weit reicht.

Weil ich verschiedentlich auf die Depression, wie sie oben geschildert ist, zurückkommen werde und sie von andern Depressionen unterscheiden muß, will ich sie kurzweg »Aquariums-Depression« nennen, da sie durch keinerlei auffällige, direkt störende Wirkungen hervorgerufen wird, sondern nur durch die Verhältnisse im Aquarium.

Hydrantenregeneration.

Bevor ich auf die Regeneration der Gonophore zu sprechen komme, will ich zunächst die Ergebnisse meiner Versuche über die Regeneration der Hydranten von *Pachycordyle fusca* bringen.

Totale Regeneration: Wird der Hydrant basal, wo er dem Stamme aufsitzt, abgeschnitten, so tritt zunächst Wundheilung in der Schnittfläche ein. Darauf beginnt sofort die Regeneration. Nach 24 Stunden ist ein Regenerat gebildet, das ungefähr den Durchmesser des Stammes zur Höhe hat. Der im Gastrovascularraum langsam pulsierende Nahrungsstrom läßt das an und für sich gleichmäßig kuglige Gebilde sich regelmäßig strecken und wieder abflachen. Beim Strecken sieht man nun distal am Regenerat kleine Höcker hervortreten, die sonst nicht zu erblicken sind: die Anlagen der ersten Tentakel. 40 Stunden nach dem Abschneiden ist bereits ein kleiner Hydrant ausgebildet, der gewöhnlich sechs fertige Tentakel neben einigen Tentakelanlagen besitzt. Am 3. bis 4. Tage sind gewöhnlich elf oder mehr Tentakel voll ausgebildet. Der noch kleine Hydrant erreicht sehr bald seine volle, ursprüngliche Größe.

Diese regenerative Neubildung eines Hydranten unterscheidet sich nicht von der eines aus dem Stolo hervorgehenden. — Die Zeitangaben meiner Protokolle differieren etwas voneinander. Ich habe — hier wie überall — das arithmetische Mittel aller Zeiten herausgerechnet.

Teilweise Regeneration: Ein Hydrant, dem nur das Hypostom mit oder ohne den Tentakelkranz abgeschnitten wird, wird vom Stamm in einer zuerst keulen- dann kugelförmigen Form resorbiert; diese Resorption ist nach 24 Stunden beendet. Danach wird vom Stamm, von der Ansatzstelle des früheren Hydranten aus, ein neuer regeneriert, der dazu dieselbe Zeit braucht wie ein basal abgeschnittener.

Wo der Schnitt durch den Hydranten erfolgt, ob am Hypostom

oder mehr basal, ist gleichgültig. Stets setzt die Regeneration erst nach der Resorption des Stumpfes ein. Das Stämmchen gebraucht also trotz des geringeren Gewebeverlustes eine um 24 Stunden verlängerte Frist, um den Hydranten wieder herzustellen.

Als Kuriosum mag hier erwähnt sein, daß, als ich einmal einen dicken Hydranten dicht unterhalb des Tentalkranzes durchschnitt, ich auf das Chitinskelet eines Copepoden traf. Einige Zeit nach dem Schnitt wurde dieses durch Muskeldruck plötzlich herausgeschleudert. Darauf setzte die Wundheilung beschleunigt ein und die Wunde schloß sich nach einer Zeit, nach welcher sie sich auch ohne das störende Hindernis geschlossen hätte.

Regeneration vom Stamme aus: Wenn man den Stamm selbst in irgendeiner beliebigen Höhe durchschneidet, so regeneriert aus der Wundfläche direkt ein Hydrant; hierzu wird aber eine etwas längere Zeit gebraucht, als bei der Regeneration eines Hydranten aus seiner natürlichen Ansatzstelle. Der verkürzte Stamm erreicht auch durch späteres intercalares Wachstum seine ursprüngliche Länge nicht wieder, wenigstens nicht in den Fällen meiner Beobachtung, die immer freilich nur eine relativ beschränkte Zeit andauern konnte (bis zum »Tode« der Kolonie). Hier sei eingeschaltet, daß bei Entstehung neuer Stämmchen aus dem Stolo zunächst ein Hydrant gebildet wird, unter dem sich erst nachträglich das Gewebe des Stammes einschiebt.

Wiederholte Regeneration: Ein Hydrant, der nach der Regeneration immer wieder abgeschnitten wird, kann mehrmals regenerieren; dabei resorbiert er, falls er nicht basal abgeschnitten ist, vorher immer erst seinen Stumpf. Unter günstigen Lebensbedingungen scheint diese Regenerationskraft unerschöpflich zu sein. Bei der wiederholten Regeneration geschah es einigemal, daß die anfängliche Regenerationsanlage wieder resorbiert wurde, worauf erst das definitive Regenerat gebildet wurde.

Unabhängigkeit von Aquariumsdepression: Die Regeneration erfolgt auch, wenn die übrige Kolonie allgemein den Wirkungen der Aquariumsdepression unterliegt. Wenn die meisten andern Hydranten der Kolonie degenerieren und resorbiert werden und man kurz zuvor den Versuchshydranten abgeschnitten hat, so regeneriert er, trotzdem mit aller Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, daß auch er der Depression unterlegen wäre.

Wundheilung: Die folgende Beschreibung der Wundheilung an Hydranten gilt zugleich auch für das Coenosark des Stammes. —

Nach dem Schnitt verstärkt sich zunächst die Entodermschicht am Wundrande zu einem Ringwulste, lediglich durch Aneinanderrücken der Zellen. Sodann schließt sich die Wunde vom Rande aus durch eine ebene Querplatte, die rechtwinklig vom Mauerblatt ausgeht und ihre zentrale Öffnung immer mehr verringert. Am lebenden Objekt sieht man bereits 14 Minuten nach dem Schnitt die Öffnung geschlossen. Beim Konservieren der verschiedenen Wundheilungsstadien machte ich die Erfahrung, daß, falls die Öffnung in der Mitte noch nicht geschlossen ist, durch die Tötung die Platte wieder bis auf den ursprünglichen entodermalen Wulst verschwindet; sie wird im Tode wieder zurückgezogen. Mit der Beobachtung, daß die Wundheilung durch Umlagerung des Gewebes in eine ebene, scharfrandige Querplatte, die vom Rande nach der Mitte zu zieht, bewerkstelligt wird, bestätige ich was Torrey (28) über die Wundheilung bei *Corymorpha* angegeben hat.

Wenn der Schnitt den Hydranten nicht völlig durchtrennt, so klappt der obere Teil sofort auf den unteren, wahrscheinlich durch Muskeltätigkeit, und die Wundheilung vollzieht sich sehr rasch; sie geht zunächst entodermal vor sich, ebenfalls durch Bildung von Ringwülsten an jeder Schnittfläche.

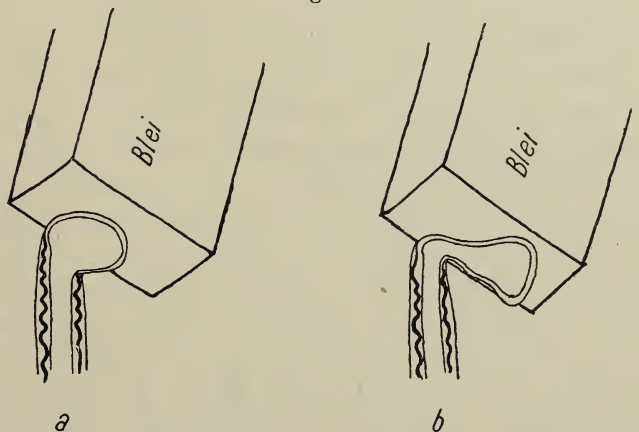
Isolierte Hydranten und Stammteile: Ich beobachtete abgeschnittene Hydranten, ihre Teilstücke und Teile des Stammes in Zimmermannschen Schalen mit konstanter Temperatur und täglichem Wasserwechsel, oder in offenen Schälchen, die direkt im Bassin standen.

Hydranten, ganz oder halb, sind nach 24 Stunden bereits tot und zerfallen. Vorher tritt stets eine Wundheilung der Schnittfläche ein. Stammstücke regenerieren Stolone. Dabei ist es, wegen des ungemein starken Perisarkes, nicht der Berührungsreiz des Glasbodens, der die Stolonenbildung hervorruft. Die Berührung erfolgt erst dann, wenn der Stolo bereits so groß ist, daß er sich nach dem Boden zu krümmen kann. Die Hydranten, die sich an den Stammstücken befinden, gehen stets zugrunde. Ihre Tentakel zerfallen und sie selbst werden resorbiert, genau wie bei den Wirkungen der Aquariumsdepression, jedoch in einer ungleich längeren Zeit.

Kontaktwirkung: Bei der so eigenartig und mit so prompter Sicherheit erfolgenden Regeneration der Hydranten von *Pachycordyle fusca* war es mir interessant, die Wirkungen des Kontaktreizes am degenerierenden, am resorbierten und am regenerierenden Hydranten zu beobachten.

Als berührendes Material verwandte ich Blei. Ich hatte vorher beobachtet, daß sich die Tiere auf Blei festsetzen und dort weiterwachsen können. Außerdem war es praktisch, Blei anzuwenden, weil ich dadurch den Kontakt sicher und dauernd herstellen konnte. Wie in der Einleitung erwähnt, hielt ich nämlich die kleinen Stücke des Grashalmes, auf denen die Abschnitte der Kolonie saßen, die ich zu meinen Versuchen benutzte, vermittels Bleiklammern in freier Lage, die fest auf der Unterlage standen, und es gestatteten, die Tiere von allen Seiten zu betrachten. Diese Klammern schnitt ich nun so, daß von einer Ecke aus ein langer Bleidraht ausging, der am freien Ende eine breite, glatte Schnittfläche besaß, die sich nach Belieben in alle

Fig. 9.



Regeneration eines Hydranten von seiner Basis aus, bei Kontakt mit Blei.
a 24 Stunden nach dem Abschneiden; *b* 10 Stunden später.

Stellungen bringen ließ und der Wunde bequem aufgepreßt werden konnte.

Wird der Hydrant an seiner Basis abgeschnitten und das Blei in die Nähe der Schnittöffnung gebracht, so wächst ein Regenerat hervor, das beim Anstoßen an die Bleifläche sich nach einer Seite wendet, unbeeinflußt von der Neigung der Fläche zu der Längsachse des Stammes, ja meist sogar nach der Seite des spitzeren Winkels hin (Fig. 9 *a* u. *b*). Es wird ein vollkommener Hydrant regeneriert, der an seiner Basis eine scharfe Biegung macht. Dasselbe tritt ein, wenn ein halb abgeschnittener Hydrant erst resorbiert wird, und dem bei seiner Regeneration das Blei in den Weg gestellt wird. Daß sich neubildende Hydranten bei einem Hindernis zur Seite ausbiegen, ist bereits von *Pennaria* bekannt.

Wird die Bleifläche glatt auf die Schnittöffnung des Perisarks gepreßt, so daß sie diese vollkommen verschließt, so versucht das sich bildende Regenerat mit Gewalt sich einen Weg zu bahnen. Das Perisark an der Schnittfläche wird durch den Druck beträchtlich erweitert. Da aber durch die Zähigkeit des starken Perisarks und das dicht schließende Blei nirgends ein Ausweg gewonnen werden kann, geht der Stamm durch Reduktion zugrunde, ohne wieder regeneriert zu werden.

Wird schließlich der Hydrant im Mauerblatt durchschnitten und das Blei sofort auf die sich schließende Wunde gepreßt, so wird dadurch verhindert, daß sich der Hydrantenstumpf zurückzieht. Nach einer Zeit von zweimal 24 Stunden, in welcher sonst der Stumpf sich zurückgezogen hätte und wieder vorgewachsen wäre bis zu seiner ursprünglichen Größe, beginnt der Stumpf zu regenerieren, und es entsteht ein normaler Hydrant, mit der seitlichen Biegung an der ehemaligen Schnittstelle. Das Regenerat der Fig. 9 ist auf diese Weise entstanden. Das Hydrantengewebe regeneriert hier also direkt.

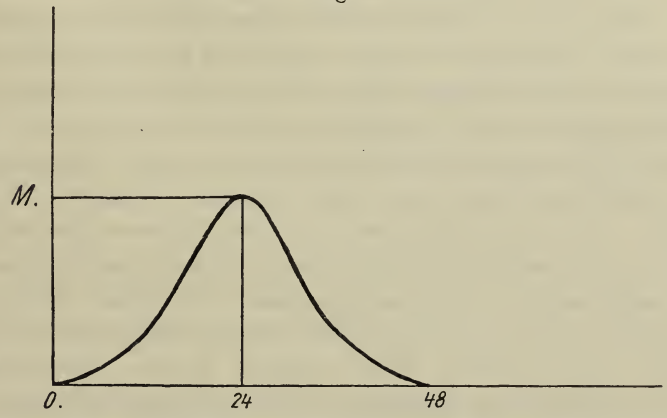
Eine Erklärung für das Ausbleiben der Resorption fand ich sehr bald: Die sich schließende Wundfläche scheidet nach außen Chitin ab, das zwischen Plasma und Blei zu liegen kommt. Beim Erhärten ist es dann so innig an das Blei geschmiegt, daß es fest an diesem haftet. Da es natürlich auch gleichzeitig innig mit dem Plasma verbunden ist, verhindert es das Zurückziehen des letzteren, gleichsam wie der Faden, an dem ein Gewicht hängt, das Niederfallen des Gewichtes verhindert. Die Regeneration muß also, wenn überhaupt, so ohne vorherige Resorption erfolgen. Beachtenswert ist, daß dieser direkten Regeneration eine Ruhepause von zweimal 24 Stunden vorausgeht, die der Zeit des Resorbierens und Regenerierens bis zur ursprünglichen Höhe der Schnittfläche bei unbeeinflußter Regeneration entspricht.

Diese Ruhepause ist sehr erklärlich. Nach dem Abschneiden eines Teiles des Hydranten besteht die Tendenz, den übriggebliebenen Teil zu resorbieren. Während der ersten 24 Stunden herrscht demgemäß in dem Stumpf eine immer wachsende Zugspannung, die dann am größten ist, wenn sonst der Stumpf gerade resorbiert wäre, nach 24 Stunden. Die Befestigung des Perisarks am Blei hält diesem Zug das Gleichgewicht. In den zweiten 24 Stunden, in welchen eigentlich das Regenerat aus dem Stamm hervorwachsen müßte, nimmt die Zugspannung wieder langsam ab, bis sie aufgehoben ist, und die bis dahin verhinderte Regeneration einsetzen kann.

Ich überzeugte mich von diesen Spannungsverhältnissen durch gewaltsames Abheben der Bleifläche. Je nach dem Zeitpunkte, in welchem ich dies tat, erfolgte eine teilweise oder vollständige Resorption. Am schnellsten und weitgehendsten war die Resorption nach 24 Stunden. Fig. 10 stellt das Wachsen und Nachlassen der Spannung in einer idealen Kurve dar.

Unbekannte Einflüsse: Nach allem sehen wir, daß das Stammcoenosark in hohem Maße befähigt ist, Hydranten zu regenerieren. Die Regenerationsfähigkeit für seine eigenen Teile ist bei weitem geringer. Es kann die Hydranten mehrere Male hintereinander regenerieren und läßt sich darin nicht von den Aquariumsdepressionen stören.

Fig. 10.



Graphische Darstellung der Zugspannung in einem Hydrantenstumpf. 0-Punkt zur Zeit der Operation. Abszisse gibt die Zeit in Stunden an; Ordinate: *M* gleich Maximum der Spannung.

Ohne die Versuche mit der Kontaktwirkung zu kennen, würde man behaupten, daß den Hydranten die Fähigkeit mangelt, zu regenerieren. Die Versuche, bei denen eine Resorption des Stumpfes verhindert wird, zeigen aber, daß dies nicht zutrifft. Bei Hydrantenregeneration ist es immer das der Wunde zunächst liegende Gewebe, das die Regeneration bewerkstelligt; in unserm Falle also das Gewebe des Hydranten selbst.

Nach allem, was wir von der Regeneration an Hydroiden wissen, ist auch die Annahme unwahrscheinlich, daß der Einfluß des Stammcoenosarks bis zur Wundstelle hinwirkt und allein bei passivem Verhalten des Hydrantengewebes die Regeneration auslöst, letzteres nur zum Leiter seiner Fähigkeiten benutzend. Eine solche Annahme würde auch die gewöhnliche Resorption und damit vergrößerte Regenerations-

arbeit in normalen Fällen widersinnig erscheinen lassen. Daß eine Ruhepause von bestimmter Zeitdauer der Regeneration vorhergeht, in der sich die erwähnten Zugspannungen äußern, zeigt uns an, daß erst irgendein unbekannter Einfluß in seiner Wirkung beendet sein muß, ehe die Neubildung beginnen kann.

Dieser Einfluß wird durch nichts anderes hervorgerufen, als durch die Operation am Hydranten selber. Es entsteht wahrscheinlich durch die gewaltsame Durchtrennung des Gewebes und den dadurch herbeigeführten Verlust der distalen Teile eine Depression, welche ich »Wundreizdepression« nennen will. Sie veranlaßt die Resorption des Hydrantenstumpfes, und ihre Wirkung ist es auch, die die Hydranten nach ihrer Trennung vom Stamm zugrunde gehen läßt. Dagegen sehen wir sie nicht eintreten — wenigstens lassen sich keine Wirkungen erkennen —, wenn man nicht den Hydranten, sondern den Stamm selbst durchschneidet, oder auch wenn man den Schnitt durch die Grenze zwischen Stamm und Hydrant führt; die Regeneration eines Hydranten aus der Schnittfläche setzt dann sofort ein. Ebenso scheint die Wirkung auszubleiben, wenn man den abgeschnittenen distalen Teil des Stammes mit dem Hydranten in seinem Verhalten beobachtet. Dann geht die Resorption des letzteren sehr viel langsamer vor sich, und sie wird höchstwahrscheinlich nur dadurch veranlaßt, daß das Objekt flach auf dem Boden der kleinen Schale liegt.

Dadurch, daß man die Operation mehrmals hintereinander wiederholt, kann die Depression nicht verstärkt werden. Man kann den sichtbaren Folgen einer Depression dadurch begegnen, daß man die Resorption des Stumpfes durch Kontakt der Wundfläche verhindert; jedoch bedarf es dabei der entsprechenden Zeit bis zum Beginn der Regeneration, während welcher die Wirkungen der Depression überwunden werden müssen. Einen Einfluß auf das Leben der Gonophore scheint die Wundreizdepression nicht zu besitzen; ich muß noch später auf diesen Punkt einmal zurückkommen.

Die Depression nach Wundreiz äußert sich also sichtbar nur am Hydranten oder Hydrantenstumpf; am Stamm selbst zeigt sie keine Wirkungen. Anderseits scheint sie auch nur nach Operationen an Hydranten aufzutreten, nicht aber auch nach Operationen am Stamm.

Beziehungen zwischen Stamm und Gonophoren.

Neubildung von Gonophoren bei Stammregeneration: Wenn ein gonophortragender Stamm basal abgeschnitten wird, d. h. wenn er außer dem Hydranten und seinem eigenen Distalteile gleichzeitig

auch die Geschlechtsorgane verliert, so regeneriert, wie bekannt, zuerst der Hydrant direkt aus der Wundfläche. 3 bis 4 Tage nach der Operation wird bereits auch das erste Gonophor angelegt, und zwar an der Grenze zwischen Stamm und Hydranten, wo das Perisark nicht mehr die Dicke der unteren Teile besitzt. Dies Gonophor wächst sehr rasch. Das zweite Gonophor wird nach einer Zeit angelegt, die in den einzelnen Versuchen wechselte, im allgemeinen aber dem Zeitraum zwischen zwei Neuanlagen eines unberührten Stammes entspricht. Weitere Gonophore wurden bei meinen Versuchen nicht mehr angelegt, weil die Stämme durch die Aquariumsdepression leider bald starben.

Depression und Gonophorbildung: Wie oben gesagt, habe ich mich bemüht zu erfahren, ob die Aquariumsdepression, welche die Resorption der Hydranten zur Folge hat, auch auf die Anlage oder Entwicklung der Geschlechtsorgane irgend einen Einfluß hat. Bei der täglichen sehr genauen Kontrolle meiner Tiere habe ich nun in der Tat häufig die Erscheinung angetroffen, daß Gonophore neu angelegt werden, wenn gerade der Hydrant des betreffenden Stammes in Reduktion begriffen war. Doch konnte dies natürlich auch ein zufälliges Zusammentreffen sein.

Dazu muß ich erwähnen, daß eine Beschleunigung oder Verzögerung im Wachstum schon vorhandener Gonophore während der Resorption oder Regeneration des Stammhydranten nicht zu bemerken ist.

Die einzige Möglichkeit, eine geschlechtlich fördernde Wirkung der Depression zu erkennen, bot mir nur die sterile Kolonie, von der ich schon verschiedentlich sprach. Hier aber ergab sich eine solche Wirkung nicht. Trotzdem nach einigem Aufenthalt im Aquarium auch an ihren Hydranten die Depressionserscheinungen bemerkbar wurden, zeigte sich nirgends die geringste Spur einer Gonophoranlage; auch im Innern entstanden zu jener Zeit noch keine Keimzellen. Ein großer Teil dieser Kolonie hielt sich längere Zeit und an seinen Stämmen bildeten sich später zu gleicher Zeit überall Gonophore, ganz unabhängig von der Depression der einzelnen Tiere. — So bin ich im Laufe meiner Untersuchungen zu der Ansicht gelangt, daß ein Einfluß der Aquariumsdepression auf die Geschlechtsorgane der *Pachycordyle fusca* in Wirklichkeit nicht besteht.

Man muß sich darüber klar sein, daß, wenn Beziehungen zwischen den Depressionserscheinungen am Hydranten und der geschlechtlichen Tätigkeit bestehen sollten, letztere sich nicht in erster Linie in der

Bildung von Gonophoren, sondern in der Entstehung von Keimzellen in der Keimbildungsstätte des basalen Stammes offenbaren würden; diese Keimzellen würden dann freilich ihre Reifung in einem Gonophore vollziehen müssen. Wir haben hier also durchaus nicht die einfachen Verhältnisse wie bei *Hydra*, sondern durch das Bestehen mehrerer Gonophore und einer weiten Keimzellwanderung weit kompliziertere.

Die Objekte, die mir zur Beobachtung dienten, befanden sich in vollster geschlechtlicher Tätigkeit, d. h. ihnen stand noch die Bildung einer größeren oder geringeren Anzahl von Geschlechtsorganen bevor, über deren Zahl man nie orientiert sein konnte. Naturgemäß hatte bei ihnen die Entstehung neuer Geschlechtszellen noch nicht aufgehört. Welchen Stamm der Operations- oder Kontrolltiere ich auch immer in Schnitte zerlegte, stets fand ich in ihrem Ektoderm wandernde Keimzellen. An solchen Objekten konnte ich die Wirkungen der Aquariumsdepression also nicht studieren. Ebenso fand ich bis zu einer gewissen Zeit in keinem Stamm der sterilen Kolonie Eizellen, obgleich die Depressionen hier ziemlich stark auftraten.

Unter den Stämmen der ersten weiblichen Kolonie befand sich, als ich sie erhielt, nur ein einzelner Stamm ohne Geschlechtsorgane; die Gonophore der andern Stämme waren zu jener Zeit noch sehr jung. Ich schnitt den Hydranten des sterilen Stammes an seiner Basis ab; die Regeneration setzte sofort ein. 7 Stunden lang, von der Operation an gerechnet, schritt sie vorwärts, so daß sich bereits eine deutlich wahrnehmbare Kuppe über der Wundfläche gebildet hatte. Von dieser Zeit an wurde aber die Regenerationskuppe wieder resorbiert und war nach ungefähr derselben Zeit, in der sie gebildet worden war, wieder völlig verschwunden. An ihrer Stelle bildete sich gleich darauf eine Gonophoranlage, die direkt den distalen Pol des Stammes einnahm. Zur Bildung eines Hydranten kam es an diesem Stamm nicht mehr.

Aus andern Beobachtungen findet dieser Fall eine einfache Aufklärung. Ich sah häufig, daß an männlichen und weiblichen Stöckchen, deren Hydrant resorbiert war und nicht wieder regenerierte, das jüngste Gonophor sich direkt aus dem distalen Pole des Stammes heraus entwickelte. Ebenso sah ich an Stämmchen, die nach dem endgültigen Absterben ihres Hydranten keine neuen Geschlechtsorgane mehr anlegten, wiederum das jüngste Gonophor seine Lage langsam auf eben dieselbe Stelle verschieben. Alle Geschlechtsorgane solcher Stöckchen reiften normal aus.

Daß es sich bei jenen Vorgängen nicht um heteromorphe Regeneration im eigentlichen Sinne handelt, geht klar aus dem zuerst beschriebenen Falle hervor, in dem ja zuerst ein Hydrant zu regenerieren versuchte und nur durch das später auftretende Gonophor daran gehindert wurde.

Die Gonophore entstehen am Stamm naturgemäß an der Stelle, an der das Perisark am schwächsten ist, also in der Nähe der Ansatzstelle des Hydranten. Nun war durch das Abschneiden des letzteren in der Wundfläche eine sehr günstige Basis für die Bildung eines Gonophors gegeben. Eine solche stand höchstwahrscheinlich zur Zeit, als der Hydrant abgeschnitten wurde, kurz bevor, zumal da der betreffende Stamm der einzige der Kolonie war, der noch keine Gonophore angelegt hatte.

Zunächst setzte nun die Regeneration des Stammes ein; nur wenig später wollte sich an jener Stelle oder in der Nähe ein Gonophor bilden. Der Einfluß dieses entstehenden Gonophors auf seine Umgebung muß so stark gewesen sein, daß der bereits gebildete Ansatz zur Hydrantenregeneration wieder rückgebildet wurde und an seiner Stelle das Gonophor sich breit machte, das auch künftighin die Bildung eines Hydranten verhinderte.

Wenn an einem Stamm, dessen Hydrant endgültig abgestorben ist, am distalen Ende sich das jüngste Gonophor — noch jüngere können ja ohne Wachstum des Stammes nicht angelegt werden, und dieses geschieht nur intercalar — anlegt, so sehe ich den Grund hierfür darin, daß an jener Stelle das Perisark am zartesten ist und der Hervorwölbung einer Knospe nicht den geringsten Widerstand leistet. Welche Ursachen im Grunde für das Bestehen von Geschlechtsorganen am distalen Pole der Stämme anzuführen sind, weiß ich nicht. Es ist möglich, daß sie nur in der besseren Ernährung und Sauerstoffzufuhr zu suchen sind.

Es ist völlig ausgeschlossen, daß die Entstehung jenes distalen Gonophors in dem oben geschilderten Falle durch die Wundreizdepression hervorgerufen wurde.

Endlich ist es sehr interessant, daß an der einzigen sterilen Kolonie, die ich besaß — sie befand sich gerade in einem Ruhestadium zwischen zwei Geschlechtsperioden —, auf einmal an allen Stämmen gleichzeitig Gonophore auftraten. Gerade zu jener Zeit benutzte ich einige Tiere dieser Kolonie dazu, die Regenerationsfähigkeit der Hydranten bei immer wiederholtem Abschneiden zu prüfen. Da ergab sich die bemerkenswerte Tatsache, daß an diesen Versuchs-

stämmen allein von der ganzen Kolonie die Bildung der Gonophore so lange ausblieb, bis die Versuche durch das Absterben der ganzen Kolonie unterbrochen wurden.

Daß die Ursache hierfür nicht etwa in Materialmangel zu suchen ist, kann man aus der Bildung der Gonophore zugleich mit der Hydrantenregeneration bei Aquariumsdepressionen erkennen. — Man sieht, daß die Wundreizdepression das Auftreten der Gonophore verhindern kann, während die Aquariumsdepression nicht dazu imstande ist.

Regeneration der Gonophore.

Materialanordnung: Weil alle Versuche — ich operierte von männlichen Gonophoren 88, von weiblichen 159 Exemplare — innerhalb einer relativ sehr kurzen Zeit ausgeführt werden mußten, so konnte ich dabei nicht auf alles eingehen, was mir von Wichtigkeit erschien.

Ich war auf das Erscheinen eines Hydroiden mit so interessanten und komplizierten Verhältnissen durchaus nicht vorbereitet und verfuhr auch bei ihm nach meinem stets angewandten Plane, den ich in der Einleitung angegeben habe. In genügender Weise wiederholt, nahmen mir diese Versuche den größten Teil des Materials in Anspruch, namentlich von der männlichen Kolonie. Als ich die Experimente beendet hatte, war mir eine so große, verwirrende Fülle von Beobachtungen aufgestoßen, daß ich sie unmöglich sofort richtig deuten konnte; und so mußte ich in der Eile, weil die Kolonien ja von nur beschränkter Lebensdauer waren, das versuchen, was mir vorderhand am wichtigsten erschien. Leider stellte es sich heraus, daß ich manchen Versuch hätte sparen können und andere, sehr wichtige zu wiederholen versäumt habe. Meine Hoffnung, später noch einmal Kolonien von *Pachycordyle* zu erhalten, wurde leider enttäuscht, obgleich ich sehr viele Halme von *Cymodocea nodosa* untersuchte.

Ich bemühte mich, bei den Versuchen vor allem jeden möglichen Einwirkungsfaktor von außen zu berücksichtigen, und lasse auch in der folgenden Darstellung meiner Ergebnisse die äußerste Vorsicht in dieser Beziehung walten.

Die männlichen Gonophore der *Pachycordyle* teilte ich in vier zu operierende Stadien, während ich die weiblichen, von denen ich mehr Material hatte, in fünf Altersstufen teilen konnte. Diese Stadien habe ich in Fig. 4 und 5 schematisch dargestellt. Ich will die ver-

schiedenen Stufen, so wie sie die Abbildungen zeigen, in Zukunft kurz: Stadium 1 ♂, Stadium 1 ♀, Stadium 2 ♂ usw. benennen.

Stadium 1 ♂: Ganz junge Gonophore, bis zu dem Alter, wo der runde Glockenkern beginnt, sich basalwärts zu erstrecken. Einzelne Keimzellen können schon in den Gonophoren enthalten sein, jedoch noch nicht alle (Fig. 4 *a*).

Stadium 2 ♂: Umfaßt die Gonophore vom Stadium 1 ♂ ab bis ungefähr zur Erreichung der halben endgültigen Größe. Die Geschlechtszellen haben ihre definitive Lage erreicht und befinden sich in Teilungszuständen (Fig. 4 *b*).

Stadium 3 ♂: Fast ausgewachsene Gonophore; ein Stadium also, in dem die Strukturverhältnisse endgültig geordnet sind, und, abgesehen von basalen Umformungen, nur noch der Hoden reift (Fig. 4 *c*).

Stadium 4 ♂: Reife Gonophore, die fertig ausgebildet sind und kurz vor der Entleerung ihrer Geschlechtsprodukte stehen (Fig. 4 *d*).

Stadium 1 ♀: Äußerst junge Gonophore, stets ohne Eizellen (Fig. 5 *a*).

Stadium 2 ♀: Nur wenig ältere Gonophore, mit den Anfängen der Spadixausbildung. Die Eizellen lagern sich auf diesem Stadium an ihrem definitiven Platz (Fig. 5 *b*).

Stadium 3 ♀: Die Eizellen sind im kräftigsten Wachstum begriffen. Die Strukturverhältnisse nähern sich der definitiven Form (Fig. 5 *c*).

Stadium 4 ♀: Hier ist die Struktur der Keimzone endgültig ausgebildet, sie unterscheidet sich nur noch etwas in der Größe von der ältesten Stufe. Der Basalteil ist noch nicht differenziert (Fig. 5 *d*).

Stadium 5 ♀: Ausgebildete, reife Gonophore, die nur noch wenige Zeit bis zum Entleeren der Eier gebrauchen (Fig. 5 *e*).

Depressionen nach Gonophorverwundung: Bevor ich auf das regenerative Verhalten der Gonophore eingehe, muß ich für die Klärung der überraschenden Ergebnisse noch etwas äußerst Wichtiges vorwegnehmen.

Kurz nach der Operation am Gonophor tritt jedesmal bei männlichen und fast immer bei weiblichen Gonophoren eine Degeneration des Hydranten an dem betreffenden Stamme ein, die sich in ihrem Verlaufe nicht von der Degeneration nach Aquariumsdepression unterscheidet, und auf die auch wieder Regeneration erfolgt. Und dennoch ist es nicht die Wirkung einer solchen. Die Degeneration des Hydranten erfolgt regelmäßig in einem Zeitraum bis zu 24 Stunden nach der

Operation des Gonophors. Sie ist völlig unabhängig von der Aquariumsdepression. Sie kann mit dieser zeitlich zusammenfallen und auch kurz auf sie folgen.

Es sind alle Anzeichen dafür vorhanden, daß diese Depression durch die Operation an dem Gonophore entsteht. Wir wissen, daß durch die Operation am Hydranten der Hydrant selbst resorbiert wird, um dann regeneriert zu werden, daß der Stamm nicht in Mitleidenschaft gezogen und die Neubildung von Gonophoren verhindert wird. Durch die Operation am Gonophor erhalten wir eine ähnliche Wirkung, indem auch hier der Hydrant resorbiert wird. Ob auch Stamm und andere Gonophore in Mitleidenschaft gezogen werden, soll aus den nachstehenden Versuchen hervorgehen.

Männliche Gonophore.

Stadien 1 und 2 ♂.

Die Stadien 1 und 2 ♂ decken sich in ihrem regenerativen Verhalten vollkommen, weshalb ich sie auch im folgenden zusammen behandle.

Regeneration der Gonophore am Stamm: Die Regeneration glatt am Stamme abgeschnittener Gonophore blieb in der Mehrzahl der Fälle aus. — Von Stadium 1 ♂ konnte ich nur zwei derartige Versuche machen, weil so junge Stadien selten waren; bei ihnen trat beidemal keine Regeneration ein. Die zugehörigen Stämme waren bedenklich schwach; die Hydranten an ihnen wurden nach der Operation resorbiert, ohne wieder regeneriert zu werden.

Bei Versuchen mit Stadium 2 ♂ aber kam es meistens doch zur Bildung von kleinen Regeneraten. Aus der Schnittfläche wölbten sich kleine, zweischichtige Knospen hervor (Fig. 23, S. 410), die, wie ich später auf Schnitten ersehen konnte, ohne Eizellen waren. Diese Knospen wuchsen, bis sie ungefähr die halbe Größe der abgeschnittenen Gonophore erreicht hatten, was bereits schon eine ansehnliche Größe bedeutet. Dann aber wurden sie wieder resorbiert. In einem einzigen Falle nur kam es zu einem regelrechten Regenerationsgeschehen, und zwar an einem Stamme, der sich von den übrigen in Nichts unterschied. Dieser Fall von Regeneration ist für alle meine Versuche von größter Wichtigkeit. Ich will ihn daher etwas eingehender schildern.

Das abgeschnittene Gonophor, das im Alter auf der Grenze zwischen Stadium 1 und 2 stand, saß allein an dem Stamm. Es wurde ganz abgeschnitten und gleichzeitig durch starken Druck das

Gewebe des Stammes in jener Gegend zerstört und entfernt, so daß um die Ansatzstelle des Gonophors herum eine große Lücke im Gewebe des Stammcoenosarks entstand. Am Stamme selbst mußten zwei Wundflächen verheilen. Noch bevor dieses vollendet war, ungefähr 5 Minuten nach der Operation, begann das Stammcoenosark von beiden Seiten einander entgegen zu wachsen. Der von unten kommende Teil ging dabei schneller vor als der andere. Als jener an der Öffnung im Perisark vorbeiwuchs, die ehemals die Ansatzstelle des Gonophors bedeutete, bildete seine Wand in diese Öffnung hinein einen Buckel. Bald darauf erfolgte die Wiedervereinigung des Stammcoenosarks. Dabei verschmolzen zunächst die Ektodermschichten, durch die später das Entoderm hindurchbrach.

Aus der Gonophoransatzstelle heraus wurde dann das Regenerat gebildet, von dem der Buckel das erste Anfangsstadium bedeutete. In einer Zeit, die gegenüber dem normalen Wachstum etwas beschleunigt war, entstand ein männliches Gonophor. Dieses unterschied sich nur wenig von den gewöhnlichen männlichen Geschlechtsorganen der *Pachycordyle fusca*.

Im Anfang seines Wachstums war es stets länger als breit, was sonst umgekehrt der Fall zu sein pflegt. In einem Alter, wo sonst ein ovaler Glockenkern zu erblicken ist, konnte man an dem regenerierenden Gonophor nur ein oder zwei zwischen Ekto- und Entoderm eingeschobene Lamellen erkennen. Dafür trat dann ziemlich plötzlich ein deutlich sichtbarer Glockenkern auf, der schnell die bohnenförmige Gestalt annahm und so das Versäumte in kurzer Zeit einholte.

Ich vermute, daß dieser veränderte Entwicklungsvorgang mit der Einwanderung der Geschlechtszellen zusammenhängt. Diese sind es, die den Glockenkern äußerlich so deutlich sichtbar machen und ihm auch das bohnenförmige Aussehen verleihen. Bevor die Keimzellen im Gonophor waren, waren die beiden Schichten des Glockenkerns eng aneinander gepreßt.

Im übrigen entwickelte sich das Gonophor normal; nur durch seine schwächere Keimzone fiel es auf. Diese erreichte bei gewöhnlicher Länge nur ungefähr zwei Drittel der gewöhnlichen Stärke. Eine Folge davon war natürlich, daß sich der Spadix um so mehr verbreiterte. Die Schwäche der Keimzone muß daran liegen, daß weniger Geschlechtszellen als sonst in die junge Knospe eingewandert waren.

Während der Regeneration wurde am Stamm ein zweites Gonophor angelegt. Der Hydrant an dem Stamm des regenerierenden

Gonophors ist der einzige von allen, bei dem auf die Operation des männlichen Gonophors keine Degeneration erfolgte. Erst 7 Tage später wurde er resorbiert, als das Gonophor schon weit entwickelt war. Man kann mit Fug und Recht annehmen, daß diese Resorption nicht auf die Operation hin erfolgte, sondern daß es sich um die Wirkung einer Aquariumsdepression handelte, da ja die Depression auf den Wundreiz am Gonophor hin spätestens in 24 Stunden erfolgt.

Nachdem das regenerierte Gonophor in kurzer Zeit seine volle Größe erreicht hatte, wurde es nochmals operiert. Es erfolgte diesmal keine Regeneration, worauf ich später (unter Stadium 4 ♂) nochmals zurückkommen werde.

Wenn es mir, was sehr schwierig ist, gelang, Teile einer Knospe vom Stadium 2 abzupräparieren, so schloß sich die Wunde und das zweischichtige Gebilde wurde resorbiert.

Regulation des Gonophorgewebes: Der Stiel des Gonophors besitzt dieselbe Heilungs- und Regulationsfähigkeit wie das Coenosark des Stammes. Zerstört man das Gewebe in dem kurzen Ansatzstiel, so erfolgt nach beiden Seiten eine Kontraktion; dann heilen die beiden Wundflächen, wobei alle Gewebetrümmer in die Heilung mit einbegriffen werden. Die spätere Vereinigung geschieht hier lediglich durch das Vorwachsen des Teiles, der mit dem Stamm in Zusammenhang steht; das Gonophor verhält sich völlig passiv dabei. Die aufeinander stoßenden Ektodermlamellen verschmelzen auch hier zuerst, dann bahnt sich das Entoderm durch sie einen Weg, um sich ebenfalls zu vereinigen.

Um das Gewebe der Gonophore selbst auf seine Regulationsfähigkeit hin zu prüfen, zerstörte ich es bei mehreren Objekten vollständig. Mittels scharfer Nadeln und einer Pinzette erreichte ich dies soweit, daß kein Teilchen auf seinem Platze blieb und eine solche Zerstörung und Vermischung der Plasmateilchen fast der »Dissoziation« gleichkommt, wie sie Wilson (30) herstellte, indem er die Objekte durch ein Tuch preßte. Natürlich ging bei solchem Verfahren auch stets ein Teil des Gewebematerials verloren. Das übrige wurde von den Resten der Gonotheka gehalten.

Die flockige Zellmasse, die durch die starke Zerstörung entsteht, ist in steter Bewegung. Dies kann man daraus ersehen, daß sich ihre Gestalt fortwährend ändert und daß die Lage der in dem Plasmahaufen auch enthaltenen gelben Zooxanthellen ständig wechselt. Nach etwa 15 Minuten beginnt sich die Oberfläche des unregelmäßigen

Klumpens zu glätten. Darauf wachsen von ihm aus ein oder mehrere breite Lappen dem Stiel entgegen; dieser kommt seinerseits auch vorgewachsen. Etwa 30 Minuten nach der Zerstörung erfolgt die Wiedervereinigung des Zellhaufens mit dem Stammektoderm. Bis dahin kommt dieser trotz des Gewebeverlustes dem ursprünglichen Gonophor an Größe gleich. Jetzt verdichtet er sich zu einem sehr viel kleineren Gebilde, wobei auch die Vereinigung mit dem Entoderm des Stieles erfolgt. Fast gleichzeitig beginnt dann die Umlagerung der einzelnen Zellen zu einer zweischichtigen Hohlkugel. Die so entstandene Knospe wächst zumeist noch ein wenig, ohne aber die Größe des zerstörten Gonophors zu erreichen, bevor die Resorption eintritt.

Durch aktive Wanderung der dissoziierten Zellen sehen wir hier die »Reunition« vor sich gehen, ähnlich wie bei den Wilsonschen Versuchen. Wenn wir hier nicht die Vereinigung einzelner Zellen erst zu kleinen Kugeln, dann wieder eine Verschmelzung dieser zu größeren Komplexen haben, die sich in ein zweischichtiges Hohlkugelstadium differenzieren, so liegt das daran, daß erstens die Zertrümmerung der Gewebemassen nicht so weit geht, wie wenn man sie durch ein Tuch preßt, und anderseits daran, daß die Trümmer durch die Reste der Gonotheka eng zusammengehalten werden. Im übrigen ist meines Erachtens nach der regulative Vorgang bei den Gonophoren von *Pachycordyle* vollkommen analog der Reunition bei den Wilsonschen Versuchen.

Die losen Zellen oder Zellgruppen bewegen sich ständig und sind imstande, Ausläufer zu senden, die nach der Vereinigung mit dem Stammcoenosark streben. Erst nach dieser Vereinigung, und das ist zu beachten, geht die differenzierte Lagerung der Zellen in Ekto- und Entodermschicht vor sich. So erhalten wir aus einem komplizierten Gewebe in einer äußerst kurzen Zeit ein einfacher gebautes.

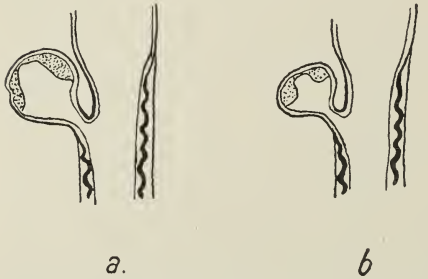
Stadium 3 ♂.

Meistens wird, wenn man die Gonophore vom Stadium 3 ♂ abschneidet, auch hier eine kleine, kugelförmige Knospe von der Wundfläche aus regeneriert. In keinem Falle entwickelte sich diese bei meinen Versuchen zu einem Gonophor weiter, sondern sie wurde stets wieder resorbiert, ohne überhaupt eine Differenzierung erfahren zu haben. Bleiben nach dem Schnitte noch Reste des Gonophors am Stamme sitzen, so verheilen diese und formen sich ebenfalls zu einer Kugel um, die resorbiert wird.

Wird das Gonophor am Grunde der Keimzone, also in der basalen Hälfte, durchschnitten, so daß sich in dem überbleibenden Teile nur noch somatisches Plasma befindet, so verheilt die Wundfläche und das Gewebe formt sich in eine zweischichtige Kugel um, die resorbiert wird.

Wird der Schnitt höher, mehr distal geführt, so daß noch Hodenmasse in dem stehenbleibenden Teile enthalten ist, so ziehen sich Ektoderm und die äußere Lamelle des Glockenkerns über die Wunde hin. Dann lagern sich Spadix und Hoden so, daß das Gebilde die morphologischen Verhältnisse eines alten Gonophors wiederholen, wobei der Stumpf aber äußerlich die Form besitzt, die ein Gonophor seiner Größe aufweist, also eine Kugel. Dasselbe gilt, wenn der Schnitt längs geführt wird. Stets überziehen die Lamellen die Wunde, dann folgt die Umlagerung, so daß der Entodermzapfen allseitig vom Hoden umgeben wird, was eben das verkleinerte Bild eines alten Gonophors wiedergibt. Wie groß diese Umlagerungskraft sein und wie weitgehend der Hoden sich verteilen kann, nicht etwa neubilden, zeigt Fig. 11 *a* und *b*, die ein solches Gebilde darstellt, das aus einem Gonophor entstanden ist, dessen eine Längshälfte abgeschnitten wurde. Auch diese Gebilde wurden stets resorbiert. Sie werden immer kleiner und damit schwindet auch das Hodengewebe immer mehr, bis seine Reste in dem letzten kugelförmigen Stadium als graue Masse zwischen Ekto- und Entoderm liegen, um schließlich vollständig zu schwinden. Sehr kleine Verluste, durch Schnitte entstanden, die nur den distalen Pol des Gonophors berühren, ohne sonderlich die Hodenmasse zu treffen, kann das Gonophor vom Stadium 3 ♂ sehr gut vertragen, ohne in der Entwicklung gestört zu werden. Spadix und Ektodermlamelle verheilen an der Wundfläche und regulieren sich vollkommen zu den normalen Verhältnissen. Solchen Operationen pflegt keine am Hydranten sichtbare Depressionswirkung zu folgen.

Fig. 11.



Halbiertes männliches Gonophor vom Stadium 2, in Reduktion begriffen. Vergr. 50 fach. *a* nach der Regulation; *b* 18 Stunden später.

Regulation des Gonophorgewebes: Wird ein Gonophor vom Stadium 3 ebenso stark zerstört, wie es von Stadium 1 und 2 ♂ be-

schrieben ist, und dabei auch ein beliebig großer Teil der Plasmamasse verloren geht, so reguliert sich auch hier das Gewebe bei der Vereinigung mit dem Ansatzstiel stets in kurzer Zeit zu einer zweischichtigen Hohlkugel, die stets bedeutend kleiner ist als das ursprüngliche Gonophor. Genau kontrollieren läßt sich nicht, welche Gewebeteile bei der Reunition nicht mit einbegriffen sind, sondern abfallen; ich vermute aber, daß es Hoden und andere differenziertere Zellarten sind. Die Hohlkugel wird auch hier resorbiert.

Zerstört man nur begrenzte Teile des Gonophors, so tritt sehr bald eine weitgehende Regulation ein. Die äußeren Lamellen überziehen den zerstörten Teil, wobei sie sich zum Teil aus dem zerstörten Gewebe selbst wieder herstellen. Der Hoden der zerstörten Stelle wird aber nicht in die Heilung mit einbegriffen. Der übrige Hoden aber verschiebt sich von den benachbarten Teilen aus so, daß er schließlich den Spadix in einer überall gleichmäßig starken Lage umgibt, und man an einem so regulierten Gonophor nirgends eine Spur der Verletzungen mehr wahrnehmen kann. Durch solche partiellen Zerstörungen läßt sich nur äußerst selten ein Geschlechtsorgan in seiner Entwicklung stören; es reift, falls kein anderer störender Faktor hinzutritt, immer normal weiter, die Schicht seines Hodens ständig verstärkend und auch äußerlich die normalen Entwicklungsformen annehmend. Bei Stadium 1 und 2 verboten sich solche Versuche durch die Kleinheit der Objekte.

Stadium 4 ♂.

Im allgemeinen deckt sich das Verhalten der Gonophore in diesem Stadium mit dem eben beschriebenen vom Stadium 3 ♂. Ich brauche deshalb die Resultate nicht besonders anzuführen.

Nur einen wichtigen Unterschied habe ich konstatieren können. Wenn nämlich bei Stadium 3 ♂ die Wunde sich über dem Hoden schließt und das ganze Gebilde dann resorbiert wird, so haben wir in Stadium 4, wo der Hoden reifer ist, stets das Bestreben, ihn zu entleeren. Indem sich nach dem Schnitt die Lamellen seitlich kontrahieren, treten die Spermatozoen in großen weißlichen Flocken aus. Die Spermatozoen unterscheiden sich nicht von denen, die aus normal gereiften Gonophoren hervortreten, weder in Gestalt noch in Lebhaftigkeit der Bewegung. Nachdem der gesamte Hoden das Gonophor verlassen hat, tritt an diesem die Regulation durch Schließen der Lamellen ein. An Stelle des Hodens haben wir jetzt das zurückgebliebene Füllgewebe, genau so wie das bei natürlich gereiften, sich rückbildenden Gonophoren der Fall ist.

Nur wenn der Schnitt ganz distal geführt wird, so daß das Hodenpolster nur wenig berührt ist, können sich die Lamellen über der Wundfläche schließen, bevor der Hoden Zeit gefunden hat, auszutreten. Dann haben wir eine auch zeitlich normale Reifung des Gonophors, wie bei Stadium 3 ♂.

Übereinstimmend mit dem Bestreben des Hodens, sich möglichst direkt einen Weg ins Freie zu bahnen, haben wir nach teilweiser Zerstörung des Gonophorgewebes nicht, wie bei Stadium 3 ♂ Umlagerung und Regulation mit Einschließung des Hodens, sondern der gesamte Hoden strömt durch die Öffnung ins Freie, die durch die Zerstörung geschaffen wird; die nachfolgende Regulation des Gonophors schließt nur das Füllgewebe ein.

Bei totaler Zerstörung finden wir auch hier eine Reunition der Plasmateile zu einer zweischichtigen Hohlkugel, wenn sie sich mit dem Ansatzstiele vereinigt haben. Dabei wird natürlich auch das Hodengewebe frei, und wahrscheinlich werden auch hier, was sich nicht kontrollieren läßt, manche differenziertere Gewebeteile ausgeschlossen. Die entstehende Hohlkugel ist immer bedeutend kleiner als das operierte Gonophor.

Es sei hier wiederholt, daß ich das einzige Gonophor, welches — im Stadium 2 ♂ abgeschnitten — vollkommen regenerierte, als es zum Stadium 4 ausgewachsen war, halb abschnitt. Es trat keine Regeneration ein.

Isolierte ♂ Gonophore.

Im folgenden soll das Verhalten der vom Stamme abgeschnittenen Geschlechtsorgane von *Pachycordyle fusca* behandelt werden. Das Stadium 1 ♂ ließ sich seiner Kleinheit wegen nicht isolieren, ohne es zu zerstören.

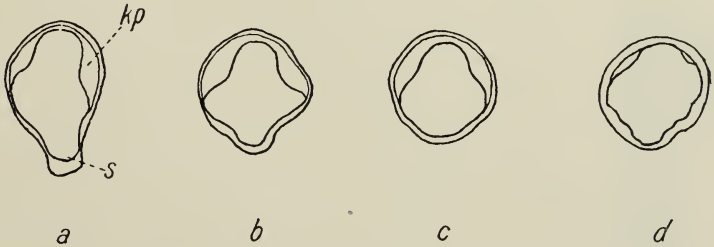
Junge Gonophore, die dem Stadium 2 ♂ entsprechen oder ein wenig älter sind, formen sich bald nach dem Abschneiden innerhalb der Gonotheka zu einer Kugelform um, indem der Basalteil mit dem Stiel von dem distalen herangezogen wird. Dann kann man beobachten, wie das Keimlager an Umfang abnimmt und dabei auch immer heller wird. Dadurch gewinnt der Spadix mehr an Raum und verbreitert sich. Die Hodenmasse schwindet so weit, daß an ihrer Stelle nur noch eine Lamelle zu erkennen ist, wahrscheinlich eine der Glockenkernlamellen. Wie aus der Zeichnung (Fig. 12) zu ersehen ist, paßt sich die Entodermschicht immer mehr der Kugelform an. Sehr bald schwinden auch die letzten Reste des Keimlagers.

So erhalten wir eine zweischichtige Hohlkugel; diese treibt einen Stolo aus. Wie das vor sich geht, werde ich bei dem Verhalten der isolierten Gonophore vom Stadium 3 ♂ schildern.

Mit den abgeschnittenen Geschlechtsorganen des Stadiums 3 ♂ habe ich mich am eingehendsten beschäftigt, weil sie, noch nicht im Besitz völlig reifer Geschlechtsprodukte, dabei fast völlig ausgewachsen, in ihrem Verhalten sehr interessant sind.

Bei ihnen schreitet die am Stamme begonnene Reifung und meistens auch das Größenwachstum noch einige Zeit fort, gewöhnlich 2 Tage lang. Je jünger das Gonophor war, desto länger dauert die Weiterentwicklung. Nachdem so der Hoden im Innern reif geworden ist, zieht sich der Spadix basalwärts zurück, so daß der Hoden die distale, das somatische Plasma die basale Hälfte des

Fig. 12.



Abgeschnittenes männliches Gonophor vom Stadium 2. *s* Stiel; *kp* Keimpolster. Vergr. 39fach. *a* am 2. Tage; *b* am 3. Tage; *c* am 4. Tage; *d* am 5. Tage.
Am 6. Tage beginnt die Stolonisation. Die Gonotheka ist nicht mitgezeichnet worden.

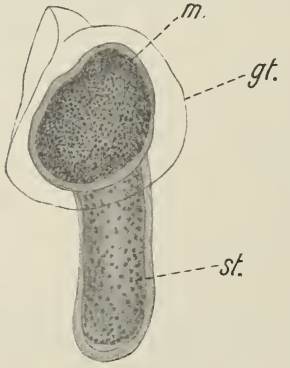
Ellipsoides einnehmen. 24 Stunden später ist der Hoden ausgetreten; wie dies vor sich geht, habe ich nicht beobachten können. In der Gonotheka bleibt der Basalteil als scheinbar indifferenter, von Zooxanthellen durchsetzter Haufen zurück. Sehr bald aber formt er sich zu einer zweischichtigen Hohlkugel um. Meist sieht man zwischen Entoderm und Ektoderm Stellen von grauem Plasma liegen, die sich namentlich scharf vom letzteren abheben. Ich vermute in ihnen Reste von Füllgewebe oder der äußeren Glockenkernlamelle. Sie schwinden nach einigen Tagen vollständig.

5 bis 6 Tage nach dem Abschneiden wölbt die Hohlkugel, ebenso wie die aus den Gonophoren vom Stadium 2 ♂ entstandenen es tun, an einer Stelle ihre Wandung vor. Im Innern der Kugel kann man mitunter einen Körperstrom zirkulieren sehen. Der Stolo wächst rasch (Fig. 13), und da in ihm die Zooxanthellen nicht so dicht gedrängt liegen wie in der Mutterkugel, kann man im Innern stets den

kräftig zirkulierenden Nahrungsstrom wahrnehmen. Stolo und Mutterkugel heften sich fest an der Unterlage an.

Die Kugel nimmt beim Weiterwachsen des Stolos immer mehr an Größe ab, bis sie ganz in ihn übergegangen ist. Dann kriecht nur noch der Stolo auf dem Boden der Glasschale umher. Um wieviel er vorn, im Sinne der Bewegungsrichtung, vorwächst, um so viel nimmt er hinten im großen und ganzen wieder ab, indem er die leere Chitinhülle hinter sich läßt. Durch genaue Messungen habe ich jedoch feststellen können, daß der Stolo auch während des Kriechens unmerklich wächst; dies dokumentiert sich auch in dem Hellerwerden der braunen Farbe bis zu einem lichten Gelb. Letzteres kommt daher, daß sich die Zooxanthellen nicht vermehren und in dem größeren Gewebe weiter verteilt sitzen.

Fig. 13.



Stolonisation einer Mutterkugel, die aus einem Gonophor entstanden ist. *m.* Mutterkugel; *st.* Stolo; *gt.* Gonotheka. Vergr. 39fach.

Kurz nachdem die Mutterkugel in den Stolo aufgegangen ist, wächst gewöhnlich aus dessen Mitte ein vollkommen normaler Hydrant hervor. Da jedoch der Stolo in seiner Vorwärtsbewegung sich nicht aufhalten läßt, rückt der Hydrant immer mehr an das Hinterende, bis er schließlich wieder resorbiert werden muß, da seine Basis unter ihm weggleitet. Von jetzt ab bilden sich in regelmäßigen Zeitabständen weiter neue Hydranten, jedoch immer am Vorderende des Stolo. Sie bestehen aber alle nur so lange, wie das Gewebe des Stolos sich unterhalb ihrer Basis befindet.

Die Ursache der merkwürdigen Erscheinung, daß der Stolo seine eigenen Hydranten immer wieder durch seine Vorwärtsbewegung vernichtet, ist darin zu suchen, daß der Glasboden für ein Festsetzen von *Pachycordyle*-Kolonien anormal ist.

Diese Vorgänge, die Entleerung des Hodens auf einem nicht gewöhnlichen Wege, die Bildung einer stolonisierenden Mutterkugel usw. tritt aber bei Gonophoren vom Stadium 3 ♂ nur ein, wenn sie an ihrer Ansatzstelle mit dem Stiel zusammen abgeschnitten werden. Wird der Schnitt etwas höher geführt, etwa durch den unteren Teil des Gonophors selber, so haben wir zwar auch dieselbe Entleerung des Hodens unter vorheriger Trennung von somatischem und Keimplasma. Das zurückbleibende somatische Plasma entbehrt dann aber

der Kraft, sich zu einer zweischichtigen Hohlkugel umzuformen und zu stolonisieren. Einmal bemerkte ich, daß sämtliche Zooxanthellen aus dem Plasmahaufen heraustraten, und daß dann eine stellenweise Differenzierung des Plasmas eintrat, die aber auch kein günstigeres Ergebnis erzielte. Man sieht, daß bei der Stolonisation des Gonophorgewebes der Gonophorstiel eine ausschlaggebende Rolle spielt.

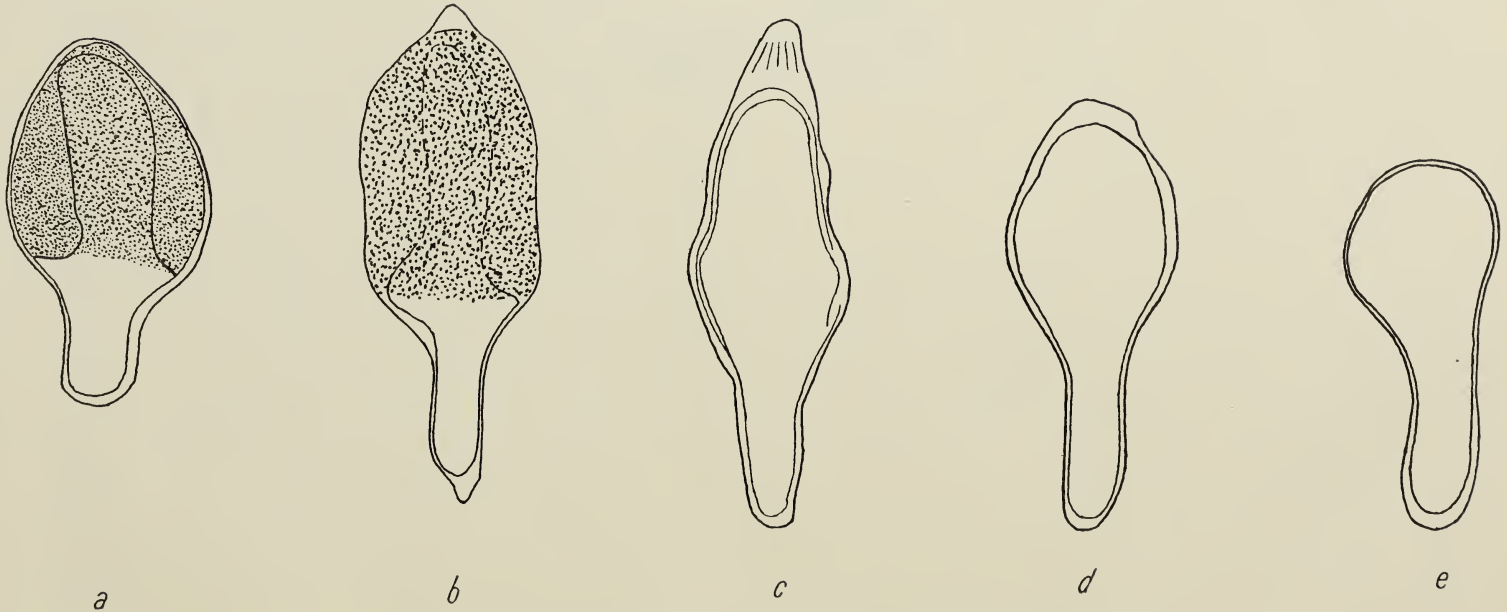
Setzte ich nur halbe Gonophore des Stadiums 3 ♂ zur Beobachtung in Zimmermannsche Schalen, so hatte ich folgendes Ergebnis:

An distalen Hälften kontrahiert sich der Spadix zu einer Kugel; um ihn lagert sich, zum Teil von den Ektodermlamellen umgeben, der Hoden in großen Flocken. Er verschwindet nach einiger Zeit. Wahrscheinlich finden die einzelnen Spermatozoen einen Weg ins Freie, da das Ektoderm nicht geschlossen ist. Das Gewebe des Entodermzapfens und der äußeren Lamellen zerfällt stets. Dasselbe Schicksal teilten die basalen, rein somatischen Hälften der Gonophore, wenn ich sie ohne den Ansatzstiel isolierte; nie konnte ich an diesen Stolonisation beobachten. Blieb dagegen der Ansatzstiel mit der basalen Hälfte des Gonophors vereinigt, so formte sich die ganze Gewebemasse zu einer Mutterkugel um, welche stolonisierte.

Die abgeschnittenen Gonophore des Stadiums 4 ♂ verhalten sich anders als die nur etwas jüngeren. Sie haben zunächst das Bestreben, ihren Basalteil stielartig etwas zu verlängern und sich damit an der Unterlage festzuhaften. Die Reifung und das Austreten ihres Hodens gehen in natürlicher Weise vor sich. Bei Fig. 14, die das Verhalten eines abgeschnittenen Gonophors vom Stadium 4 ♂ darstellt, könnten die drei ersten Zeichnungen *a* bis *c* ebensogut die letzte Reifung eines Gonophors am Stamm darstellen. Kurz nach der Entleerung des Hodens geht innerhalb der Gonotheka eine Rückdifferenzierung des Gewebes vor sich, die zu dem schon vielfach erwähnten zweischichtigen Gebilde führt. Merkwürdigerweise verändert sich aber die Form dabei gar nicht (Fig. 14 *d* u. *e*), so daß sie nach wie vor eine Kugel mit einem kurzen Stiel daran darstellt. Dieses Gebilde zeigt nie auch nur die geringste Neigung zur Veränderung, geschweige zur Stolonisation. Ich habe solche Gebilde über einen Monat lebend beobachtet, wobei ich als einziges Lebenszeichen nur bemerkte, daß sie sich mit Vorliebe an allerlei Fremdkörpern festhaften. Erst kurz vor dem Tode wird zuweilen der stielartige Vorsprung eingezogen oder er zerfällt.

Die isolierten Gonophore aller Altersstadien verhalten sich gegen einfache Verletzungen ebenso, wie wenn sie noch am Stamm säßen.

Fig. 14.

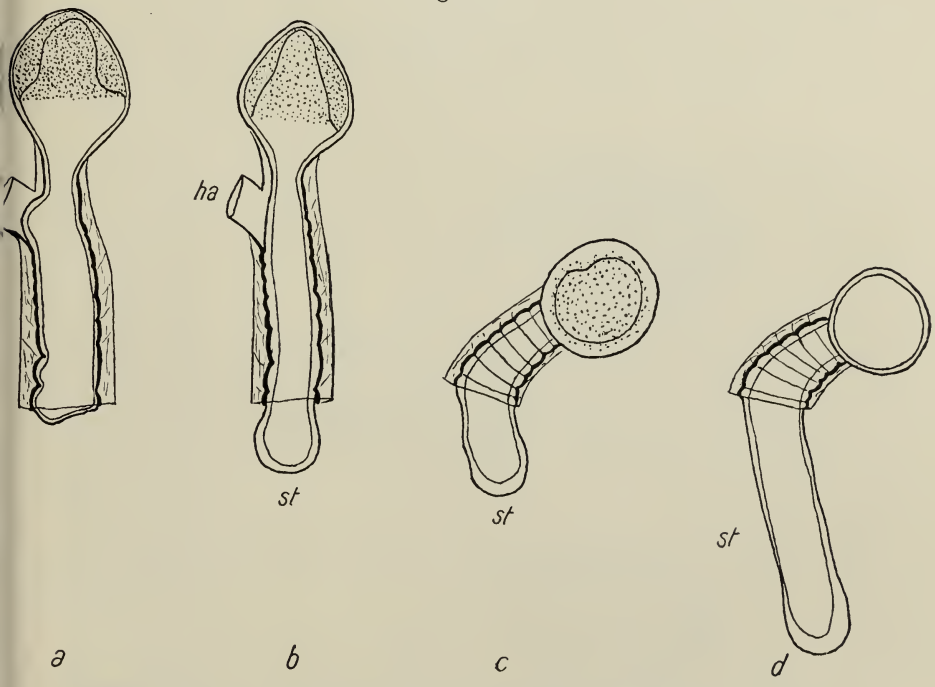


Reifung eines abgeschnittenen männlichen Gonophors vom Stadium 3. Vergr. 39fach.

a nach der Verheilung der Schnittwunde; *b* 3 Tage später, gereift; *c* 4. Tag, der Hoden ist soeben entleert worden; *d* 10 Stunden später, Kontraktion und Verschmelzung der Lamellen; *e* 8. Tag, letztes Stadium, das unverändert bleibt.

Zerstörte ich sie aber vollständig, so bewegten sich die Zellen wohl auch und schlossen sich meistens zu einem größeren Komplex zusammen. Eine Vereinigung zu einem festen Gewebe aber habe ich nie entstehen sehen; wenigstens geht diese nicht so schnell vor sich wie am Stamm mit Hilfe des Stielgewebes. Liegt ein solcher Zellhaufen freilich längere Zeit in der Schale, so müssen natürlich deren ungünstige Verhältnisse immer mehr auf ihn einwirken. Ich kann deshalb nicht behaupten, daß den dissoziierten, isolierten Gonophoren prinzipiell die Reunitionskraft ohne die Hilfe des Stielgewebes fehlt.

Fig. 15.



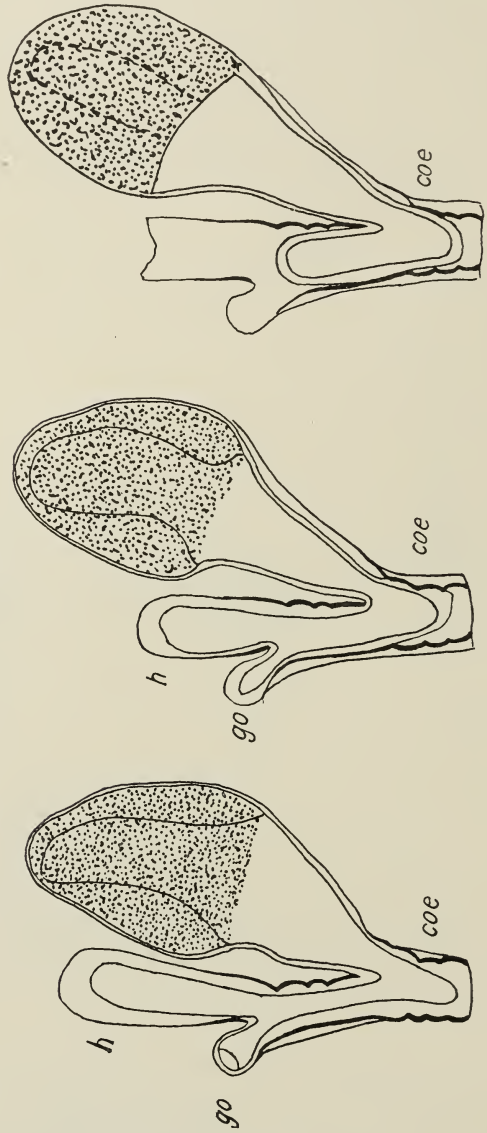
Gonophor (männlich), das von einem stolonisierenden Stück des Stammcoenosarks resorbiert wird. *st* Stolo; *ha* frühere Ansatzstelle des Hydranten. Vergr. 39fach.
a am 1. Tage; *b* am 2. Tage; *c* am 3. Tage; *d* am 4. Tage. Bei *c* und *d* bemerkt man, daß der Stolo das Gonophor mit dem Stammcoenosark in die Höhe hebt.

Isolierte ♂ Gonophore mit Teilen des Hydrocaulus.

Gonophore vom Stadium 2 ♂ mit dem dazu gehörigen Hydranten und dem minimalen Stück Stammcoenosark, das notwendigerweise die Verbindung zwischen jüngstem Gonophor und Hydranten herstellen muß, entwickeln sich nach der Isolation zunächst weiter. Der Hydrant verliert seine Tentakel und wird erst in keulen-, dann in

kugelförmigem Zustande sehr langsam resorbiert. In dem Maße nun, wie er an Größe abnimmt, wächst aus dem, wie gesagt, äußerst kleinen Stammstückchen ein Stolo hervor. Sowie dieser Stolo die

Fig. 16.



Ein männliches Gonophor vom Stadium 3, das sich auf Kosten des Hydranten, eines jungen Gonophors und des Stammcoenosarks entwickelt. Vergr. 39fach. *h* Hydrant; *go* Gonophor; *coe* Coenosark.
a 2. Tag, Hydrant in Reduktion; *b* 3. Tag, Hydrant und Gonophor in Reduktion; *c* Coenosark in Reduktion.

Größe des Gonophors übertrifft, steht dieses im Wachstum still und wird schließlich ganz resorbiert; dabei schwindet zunächst der Hoden, dann entsteht in bekannter Weise die zweischichtige Hohlkugel. Diese

wird wie der Hydrant von dem Stolo aufgebraucht, der in derselben Art und Weise vorwärts kriecht und Hydranten bildet, wie ich das schon bei der Stolonisation von Mutterkugeln beschrieben habe.

Fehlt der Hydrant und befindet sich dafür basalwärts von dem Gonophor (Stadium 2 ♂) ein Stück Coenosarkgewebe, so regeneriert aus diesem proximalwärts direkt ein Stolo. Das Gonophor wird dabei ebenfalls reduziert und vollständig aufgesogen (Fig. 15 *a* bis *d*).

Ist dagegen das Gonophor größer und älter, etwa zwischen Stadium 3 und 4 stehend, so entwickelt es sich auch in Verbindung mit Teilen des Hydrocaulus weiter. Dabei werden Hydranten, Stücke des Stammes und auch an diesem befindliche jüngere Geschlechtsknospen resorbiert, um für die Reifung des alten Gonophors verbraucht zu werden. Die Entleerung des Hodens erfolgt hier auf normale Art und Weise (Fig. 16).

Auch hier besitzt die zurückbleibende Kugel aus dem somatischen Plasma des Gonophors, selbst wenn an ihr noch ein Teil nicht resorbierten Stammcoenosarks sitzt, nicht die Kraft, Stolone zu bilden. Man könnte geneigt sein, das Gewebe als altersschwach zu bezeichnen.

Zwei Gonophore, die durch Stammteile miteinander in Verbindung stehen und natürlich verschiedenen Alters sind, etwa im Stadium 2 und 3 ♂, verhalten sich so, daß immer das jüngere zugunsten der Entwicklung des älteren resorbiert wird. Die Resorption des jüngeren und die Reifung des älteren gehen in der bekannten Weise vor sich.

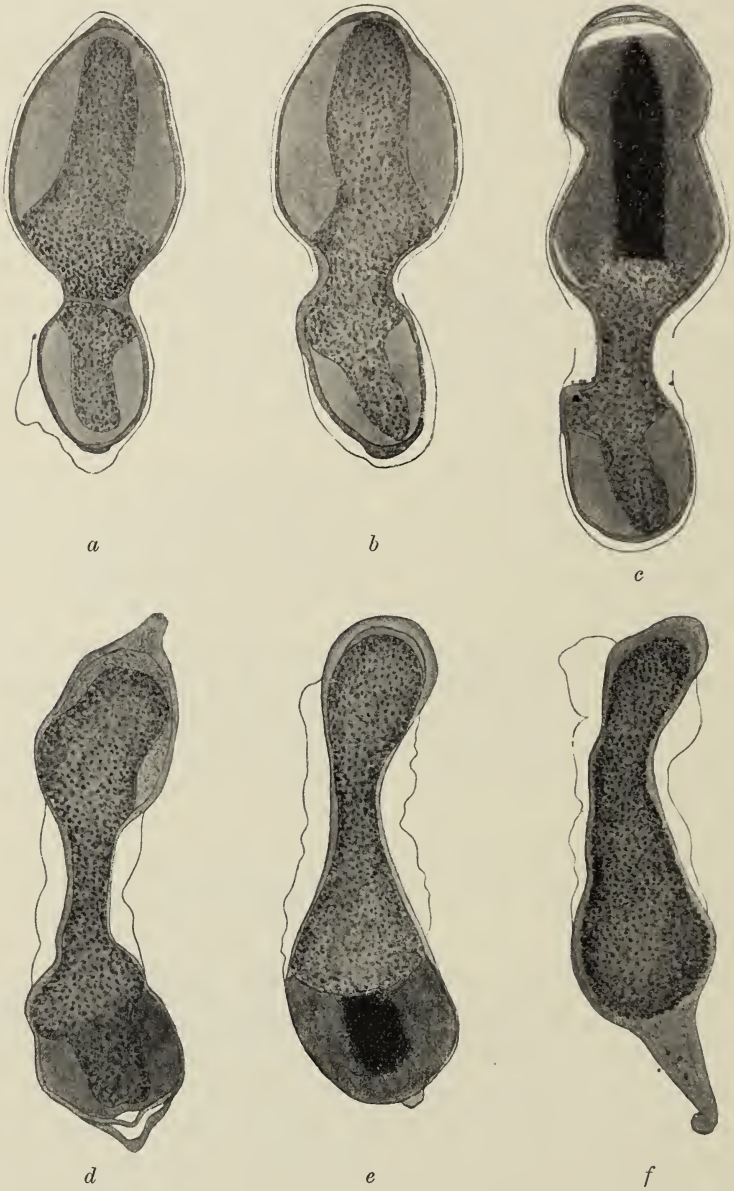
Alle diese Vorgänge erinnern lebhaft an die bei *Podocoryne carnea* gefundenen, von denen sie sich prinzipiell in keiner Weise unterscheiden.

Pfropfung männlicher Gonophore.

Nachdem ich aus meinen Versuchen erkannt hatte, daß die männlichen Gonophore von *Pachycordyle fusca* vom Stadium 3 bis 4 ab ihre Geschlechtsprodukte reifen und entleeren, und daß sie, falls eine Gelegenheit dazu geboten ist, Stammstücke, Hydranten und jüngere Gonophore dazu verbrauchen, daß sie also in ihrer individuellen Kraft dahin streben, ihre Bestimmung zu erfüllen, und sie alle sich bietenden Mittel dazu verwenden, machte ich den Versuch, zwei Gonophore mit ihren Basalteilen direkt aufeinander zu pfropfen, und zwar ein jüngeres und ein älteres.

Die Versuche wurden in einer Zimmermannschen Schale ge-

Fig. 17.



Zusammenpfropfung zweier männlicher Gonophore. Vergr. 39fach.

a 23. XII. 5^h 20^m N. M. ektodermale Verschmelzung.
b 23. XII. 8^h 30^m N. M. völlige Vereinigung.
c 25. XII. 11^h 10^m V. M. höchste Reife des älteren Gonophors.
d 26. XII. 10^h 45^m V. M. der Hoden des älteren Gonophors ist entleert worden.
e 27. XII. 9^h 45^m V. M. höchste Reife des jüngeren Gonophors.
f 28. XII. 9^h 25^m V. M. der Hoden des jüngeren Gonophors ist ebenfalls entleert worden.

macht, deren Boden mit einer sehr dünnen Paraffinschicht bedeckt war. In diese wurden feine Rinnen eingegraben, worin die Gonophore fest lagen, ohne durch vorsichtigen Wasserwechsel oder Erschütterungen aus ihrer Lage gebracht zu werden. Die Dünne der Paraffinschicht gestattete dabei einen gewissen Grad der Beobachtung unter dem Mikroskop. Hierbei erleichterten die das Entoderm braun färbenden Zooxanthellen die Untersuchung wieder ungemein.

Zwei Versuche mißlangen zuerst. Die Vereinigung erfolgte bei ihnen nur ektodermal. Der dritte aber brachte eine dauernde Zusammenheilung beider Gonophore. Das ältere von ihnen war etwas jünger als Stadium 4 ♂, das jüngere befand sich gerade im Stadium 2 ♂.

Das ältere wurde nur am Stiel verletzt, das jüngere bis in seine Basalregion hinein (Fig. 17 *a*). Ich erwartete nun nach den bisherigen Erfahrungen, daß das ältere Gonophor das jüngere zum Zwecke seiner eigenen Reifung resorbieren würde. Dies geschah jedoch nicht, sondern es reifte merkwürdigerweise auch das jüngere Geschlechtsorgan, wozu es naturgemäß etwas längere Zeit brauchte, als das ältere. Doch nahm es nur relativ wenig an Größe zu und war bei seiner Reifung ungefähr um die Hälfte kleiner als gewöhnliche Gonophore. Daraus vermute ich, daß durch den Einfluß der fehlenden Nahrung Wachstumsteilungen der Keimzellen ausblieben.

Die Vereinigung ging zunächst ektodermal vor sich; sehr bald trat dann die völlige Verschmelzung beider Keimblätter ein. Bei der fortschreitenden Reifung sehen wir (Fig. 17 *c* u. *d*) zwischen beiden Gonophoren sich einen schlanken Verbindungsstrang ausbilden, der wohl den schlanken Basalteilen der Gonophore am Stamm entsprechen dürfte. In normaler Weise vollzog sich die Entleerung des Hodens beim älteren Geschlechtsorgan und dessen langsame Reduktion, und ebenso beim jüngeren. Auch hier besaß das übrig bleibende somatische Gewebe nicht die Kraft zur Stolonisation, sondern es verharrte in ungefähr der Form, wie Fig. 17 *f* sie darstellt, noch lange Zeit.

Die von mir vermutete Wirkung, daß das ältere Gonophor das jüngere zum Zwecke seiner Reifung aufbrauchen würde, wie es geschehen wäre, wenn ein Stück Stammcoenosark beide verbunden hätte, blieb also hier aus. Trotzdem müssen aber zwischen beiden Gonophoren Beziehungen bestanden haben; denn das jüngere hätte ohne die Verbindung mit dem andern nicht die Kraft besessen, sich

weiter zu entwickeln. In Verbindung mit Teilen des Stammcoenosarks aber wäre es von diesen resorbiert worden.

Zusammenfassung über die Regeneration männlicher Gonophore.

Der Stamm der *Pachycordyle fusca* regeneriert für die abgeschnittenen männlichen Gonophore aller Stadien ein zweischichtiges, kugelförmiges Gebilde, das nach einiger Zeit wieder resorbiert wird. Nur in einem einzigen Falle wurde für ein ganz abgeschnittenes Gonophor vom Stadium 2 ♂ ein normales Geschlechtsorgan regeneriert. Dies geschah, als ich nicht nur das Gonophor, sondern auch die benachbarten Teile des Stammcoenosarks entfernt hatte.

Die männlichen Gonophore selbst sind nicht befähigt, verlorene Teile zu ersetzen. Bei Verlust der ganzen Keimzone reguliert sich der somatische, basale Teil zu einer zweischichtigen Hohlkugel, die resorbiert wird. Bleibt im Stumpf noch ein größerer oder kleinerer Teil der Keimzone nach dem Schnitt zurück, so haben wir in verschiedenen Altersstufen verschiedenes Verhalten.

Bei Stadium 3 ♂ und wahrscheinlich auch bei jüngeren Stadien verheilt die Schnittwunde durch Überziehen mit Epithel, ohne daß größere Teile des Hodens verloren gehen. Dann wird das Gonophor resorbiert, unter gleichzeitigem Schwinden des Hodens.

Bei Stadium 4 ♂ tritt der gesamte Hoden noch vor der Verheilung der Wundfläche nach außen; er ist bereits lebenskräftig. Das Gonophor wird resorbiert.

Sehr kleine Verluste des Gonophors können ohne Störungen ertragen werden, falls nicht etwa durch sie beim Stadium 4 ♂ dem Hoden Gelegenheit gegeben wird, aus der Wundöffnung ins Freie zu treten.

Die Gonophore aller Altersstadien besitzen die Fähigkeit, nach sehr weitgehender Zertrümmerung ihres Gewebes, die einer Dissoziation gleichkommt, die Gewebeteile durch aktives Wandern zu reunieren. Nach der Vereinigung des zusammengeballten Haufens mit dem normalen Gewebe des Stieles tritt auch die Differenzierung in eine zweischichtige Hohlkugel ein. Der ganze Vorgang geht sehr rasch vor sich. Die Hohlkugel wird resorbiert.

Bei nur stellenweiser Zerstörung der Gewebestruktur haben wir im Stadium 3 und 4 ein verschiedenes Verhalten, welches ihrem sonstigen analog ist.

Bei Stadium 3 verheilt die Wunde durch Wiederherstellung der

Lamellen. Die durch den stellenweisen Verlust des Hodens entstandene Lücke wird durch Umlagerung des übrigen Keimpolsters ausgefüllt.

Bei Stadium 4 treten die Spermatozoen vor der Wundheilung aus; es wird also durch die Zerstörung, ebenso wie durch Schnitte durch das Keimpolster, nur eine beschleunigte Reifung des Gonophors ausgelöst.

Die vom Stamm abgetrennten Gonophore vom Stadium 2 ♂ wandeln sich durch Degeneration des Hodens und Rückbildung der differenzierten Lamellen zu zweischichtigen Mutterkugeln um, welche sich durch Stolonisierung vermehren.

Bei isolierten Gonophoren vom Stadium 3 ♂ tritt eine Sonderung des somatischen und des Keimplasmas ein. Letzteres wird wahrscheinlich in lebensfähigem Zustande frei; ersteres formt sich zur stolonisierenden Mutterkugel um. Dies geschieht aber nur bei Vorhandensein der basalen Teile des Gonophors.

Halbe Gonophore des Stadiums 3 ♂, wenn es sich um die basalen Hälften handelt, formen sich ebenfalls nur bei Vorhandensein des Stielplasmas zu Mutterkugeln um. Von distalen Hälften löst sich der Hoden los; das Gewebe des Spadix zerfällt.

Isolierte Gonophore des Stadiums 4 ♂ reifen unter Bildung eines Stieles. Nach Entleerung ist der übrigbleibende, sich in ein zweischichtiges Gebilde rückbildende Teil nicht imstande, zu stolonisieren.

Isolierte Gonophore aller Altersstufen verhalten sich, wenn verletzt, wie solche am Stamm.

Isolierte Gonophore, die in allen ihren Teilen vollkommen zerstört, dissoziiert sind, ballen sich wohl zusammen, können sich aber nicht differenzieren, weil ihnen die Möglichkeit einer Verbindung mit dem Stielgewebe fehlt.

Diese Tatsache ist sehr interessant und ergänzt in gewisser Hinsicht die Wilsonschen Versuche (30). Wir haben ein differenziertes Gewebe, das keine Regenerationskraft besitzt, wohl aber sind die aus dem Zusammenhang gerissenen Zellteile imstande, sich wieder zusammenzuschließen. Weiter aber können sie aus eigener Kraft nicht gehen. Nur durch den Einfluß eines differenzierten, zweischichtigen Gewebes können sie sich selbst zu einem solchen differenzieren. Ob sie danach Lebenskraft besitzen, habe ich nicht beobachtet. Daß der ganze Vorgang in ungleich schnellerer Zeit vor sich geht, als bei den Wilsonschen Versuchen, ist ebenfalls nur auf die Wirkung des differenzierten Gewebes zurückzuführen.

Am interessantesten ist das Verhalten der Gonophore zu den anderen freien Teilen des Stammes. Gonophore vom Stadium 2 ♂ durch ein minimales Stück Stammgewebe mit dem Hydranten verbunden, reifen zunächst weiter, wahrscheinlich von dem degenerierenden Hydranten ernährt. Dieser ernährt aber auch das Gewebe des Stammes, welches sich basalwärts stoloartig vergrößert. Sowie dieser Stolo eine genügende Größe besitzt, gewinnt er die Oberhand über das Gonophor und zwingt es zur Resorption; der Stolo gebraucht jetzt Gonophor und Hydranten zu seiner Ernährung und Vergrößerung. Dieselbe Erscheinung haben wir auch, wenn der Hydrant fehlt und dafür ein etwas größeres Stück des Stammgewebes mit dem Gonophor in Zusammenhang steht. Dann wächst das Gonophor nicht erst anfänglich, sondern wird sofort resorbiert.

Anders die Gonophore vom Stadium 3 ab. Diese sind stärker als das Gewebe des Stammes und natürlich auch des Hydranten; sie entwickeln sich völlig normal weiter, alle andern Teile dabei zu ihrem Vorteil reduzierend. Ohne diese würden sie wohl auch reifen, aber nicht wachsen.

Von zwei Gonophoren, die durch den begrenzten Teil des Stammes verbunden sind, der ihren Abstand am Stamme ausmacht, entwickelt sich stets das ältere auf Kosten des jüngeren, welches resorbiert wird.

Diese Wirkung des älteren Gonophors auf das jüngere wird nur durch den verbindenden Stammteil veranlaßt und besteht bei direkter Vereinigung der Gonophore nicht. Der Stamm wird von dem älteren Gonophor zur Ernährung gebraucht, und er resorbiert seinerseits dafür das jüngere.

Weibliche Gonophore.

Da ich bedeutend mehr weibliche Gonophore zur Verfügung hatte als männliche, konnte ich jene weit intensiver bearbeiten. Ich konnte bei ihnen auch mehr Rücksicht darauf nehmen, ob sie einzeln oder zu mehreren an einem Stamme saßen, und operierte gewöhnlich immer nur ein Gonophor an jedem Stamm.

Die bei den Versuchen mit den weiblichen Gonophoren von *Pachycordyle* gewonnenen Resultate stimmen im wesentlichen mit den bei den männlichen gefundenen überein, so daß ich sie kürzer behandeln kann und nur das Unterscheidende und Wichtigste hervorzuheben brauche.

Stadien 1 und 2 ♀.

Beide Stadien verhalten sich so gleichmäßig, daß ich sie zusammen behandeln kann. Ob die weiblichen Gonophore in diesen Stadien ganz oder halb abgeschnitten, ob sie zerstört, verletzt, zerquetscht wurden, immer wurde eine zweischichtige Kugel gebildet, entweder durch Regeneration oder durch Umformung. Sie entsteht in kurzer Zeit und erreicht meist die ursprüngliche Größe des Gonophors; je älter das abgeschnittene Gonophor ist, um so größer ist gewöhnlich auch das »Regenerat«. Nie beobachtete ich bei ihm die Differenzierung eines Glockenkernes oder gar eine Weiterentwicklung. Nach Erreichung einer bestimmten Größe steht das Wachstum still und bald darauf setzt die Resorption ein. Auf zahlreichen Schnitten durch die Regenerationsgebilde überzeugte ich mich, daß in diese keine Eizellen einrücken, trotzdem die im Stammcoenosark wandernden dicht an ihnen vorbeiziehen. Jüngere, nicht operierte Gonophore an denselben Stämmen wachsen dagegen weiter, wenn sie zur Zeit der Operation ein gewisses Alter bereits erreicht haben. Sind sie jedoch zur Zeit der Operation noch so jung, daß an ihnen noch keinerlei Differenzierung wahrzunehmen ist, so teilen sie das Schicksal der Regenerate: sie werden wieder resorbiert. Dagegen kommen diejenigen Gonophore zur Ausbildung, die erst später, nachdem der Hydrant bereits regeneriert ist, angelegt werden.

Betonen muß ich auch hier, daß in den meisten Fällen bereits eine Stunde nach der Operation am Gonophor der Hydrant zu degenerieren beginnt. Auch bei Ausbleiben der Degeneration erhielt ich keine vollkommene Regeneration.

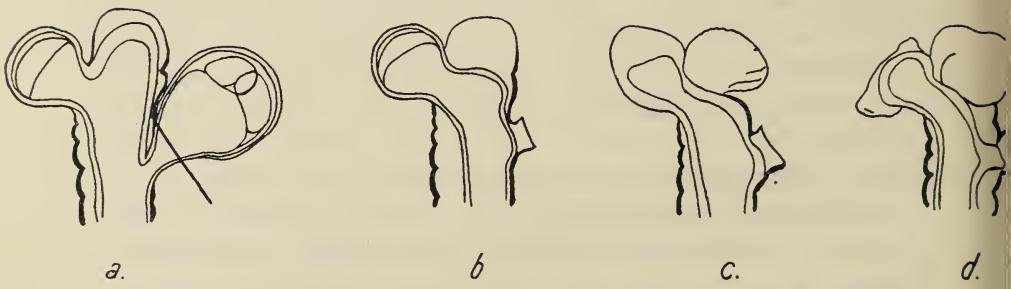
Ich möchte hier der Übersichtlichkeit wegen vorwegnehmen, daß ich bei den zahlreichen Versuchen mit weiblichen Gonophoren keinen einzigen Fall von endgültiger Regeneration erhielt, wie ich sie bei einem männlichen Gonophor beschreiben konnte.

Stadium 3 ♀.

Hier ergab sich dasselbe Verhalten wie bei den jüngeren Gonophoren. Abweichend ist nur, weil in diesem Stadium schon Eizellen von beträchtlicher Größe in den Gonophoren enthalten sind, das Verhalten nach Zerstörung, Einschnitten oder Zerquetschung. Danach sammelt sich bei der Regulation das Keimplasma getrennt vom somatischen und liegt diesem in einer flockigen Schicht auf. Es fließt später in einzelne Kügelchen zusammen und diese wiederum in mehrere große, welche dann abfallen.

Wie ich oben erwähnte, habe ich mich während aller Versuche bemüht, einen etwaigen Zusammenhang zwischen Depression und dem Gonophorwachstum zu erkennen. Deshalb beobachtete ich hier, wo ich mehr Material zur Verfügung hatte, die Wirkung der Operation an Gonophoren bei Stämmen, deren Hydranten gerade degeneriert waren. Fig. 18 erläutert an einem Beispiele die Vorgänge bei solchen Versuchen. Der Hydrantenstumpf, der gerade im Begriff war zu degenerieren, wird auf die Verletzung hin völlig resorbiert, so daß bis zur Ansatzstelle des obersten Gonophors jegliches Gewebe verschwindet. Das jüngere Gonophor am Stamm, das bereits ganz stattliche Eizellen besitzen kann, macht eine Rückbildung durch und entdifferenziert Keimstätte und Keimplasma. Es wird resorbiert; an der Stelle des

Fig. 18.



Verhalten nach der Gonophoroperation (weiblich) an einem Stamm ohne Hydranten, wobei das jüngere Gonophor resorbiert wird. Vergr. 39fach.
a vor der Operation; *b* nach einem Tage; *c* nach 2 Tagen; *d* 9 Stunden später.

abgeschnittenen Gonophors wölbt sich die Körperwand nur wenig vor. Meistens wird aus dem Stumpf — so auch bei dem Versuch von Fig. 18 — ein neuer Hydrant regeneriert, und nach einiger Zeit neue Gonophore angesetzt.

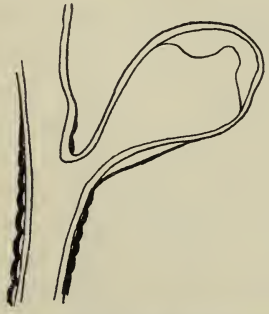
Stadium 4 ♀.

In einem Alter vom Stadium 4 ♀ wird für ein basal abgeschnittenes Gonophor nur noch eine ganz kleine Knospe aus der Körperwand hervorgewölbt, die auch sehr bald resorbiert wird. Schneidet man solche Geschlechtsorgane halb ab, so rundet sich der überbleibende Teil in der Wundregion sofort ab und überzieht seine Wundfläche mit Epithel. Geht der Schnitt durch die Eiregion, so verflacht sich der Spadix und wird von der Ektoderm- und der äußeren Glockenkernlamelle überzogen. Dabei bleibt jedoch zwischen diesen und dem Entoderm ein Zwischenraum frei, der die alte Keim-

stätte andeutet und zum Teil mit Nährzellen, Resten der inneren Glockenkernlamelle ausgefüllt ist (Fig. 19). Die aus dem Stumpf austretenden Eimassen sitzen außen am Distalpol und formen sich, wie schon oben beschrieben, zu Kugeln um. Das Gonophor wird resorbiert.

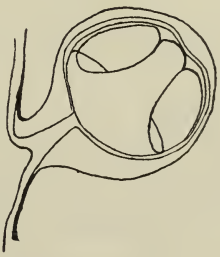
Interessant ist, daß in dem schon geschlossenen Entoderm Höcker auftreten, die eine Öffnung besitzen müssen, denn aus ihnen strömt ein schneller Strom von Nahrungsflüssigkeit und Zooxanthellen. Diese Höcker verschwinden wieder und tauchen in regelmäßigen Abständen abermals auf. Sie hängen mit dem Pulsieren des Nahrungsstromes im Gastrovascularraum zusammen, welches auch die Anlage der Ten-

Fig. 19.



Gonophor (weiblich), das sich nach der Operation reguliert hat. Vergr. 39 fach.

Fig. 20.



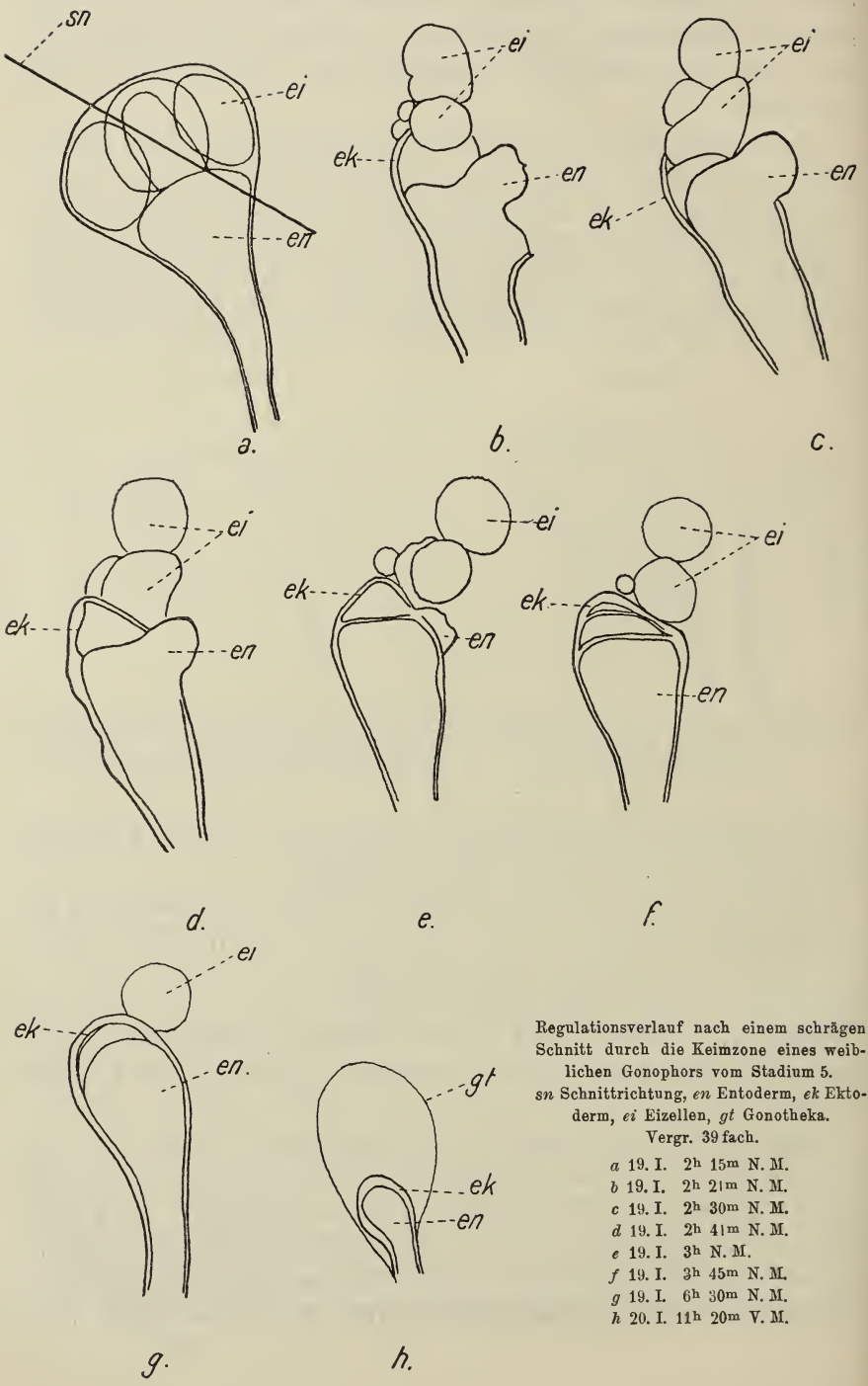
Bildung eines undifferenzierten Verbindungsstranges nach der Zerstörung des Basalteiles eines Gonophors. Vergr. 39 fach.

takel an wachsenden Hydranten hervortreten läßt; dieses Pulsieren kann man auch sonst noch vielfach bemerken.

Schneidet man die Eiregion eines Gonophors im Stadium 4 ♀ auf, so quellen alle Eier aus der Schnittöffnung hervor, und wir haben weiter dieselben Vorgänge, wie wenn der betreffende Teil ganz abgeschnitten worden wäre; dasselbe ergibt sich bei Zerstörung der Keimregion. — Öffnet man aber die Gonotheka vorsichtig und nimmt nur ein bis zwei Eier heraus, so reift das Gonophor mit den übrigen normal weiter.

Zerstört man den basalen, rein somatischen Teil eines solchen Gonophors, so rückt der sich abschließende distale Teil durch eine natürliche Kontraktion der Gonotheka näher an den Stamm. An dieser tritt zwischen beiden ein undifferenzierter Plasmastrang auf, der die Verbindung zwischen ihnen herstellt. Er baut sich aus dem zertrümmerten Gewebe des Basalteiles auf (Fig. 20). Dieser Strang ver-

Fig. 21.



Regulationsverlauf nach einem schrägen Schnitt durch die Keimzone eines weiblichen Gonophors vom Stadium 5.
sn Schnittrichtung, *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *ei* Eizellen, *gt* Gonotheka.
Vergr. 39 fach.

a 19. I. 2h 15m N. M.
b 19. I. 2h 21m N. M.
c 19. I. 2h 30m N. M.
d 19. I. 2h 41m N. M.
e 19. I. 3h N. M.
f 19. I. 3h 45m N. M.
g 19. I. 6h 30m N. M.
h 20. I. 11h 20m V. M.

breitert sich bald und differenziert sich zu einer zweischichtigen Röhre. Das Gonophor reguliert sich so, daß es diese Röhre zu seinem basalen Teile ausbaut; es reift normal weiter.

Stadium 5 ♀.

Die Gonophore dieses Stadiums zeigen genau dasselbe Verhalten wie die vom Stadium 4. Bei der Größe der Objekte war es möglich, sie nicht nur quer zu schneiden, sondern auch schräg und parallel zur Längsachse. Fig. 21 zeigt das Verhalten der Gonophore nach einem schrägen Schnitt durch die Keimzone. Zunächst tritt eine Kontraktion des Basalteiles ein. Das Entoderm der offenen Wunde, der Spadix, neigt sich immer nach der Schnittseite hin. Dann werden die hervorstehenden Entodermteile eingezogen, das Ektoderm überzieht nach dem Austreten der Eier die Wunde; darauf beginnt die Resorption. Die Eier formieren sich zu Kugeln und fallen ab. Ob solche Eikugeln lebens- und entwicklungsfähig sind, vermag ich nicht zu sagen.

Wie schon erwähnt, wiederholen sich die bei Stadium 4 beschriebenen Vorgänge nach den verschiedenen Eingriffen auch hier bei Stadium 5. Merkwürdig ist noch, daß, wenn der distale Teil abgeschnitten worden ist, der verheilte Basalteil resorbiert wird, indem er die äußeren Formen von jüngeren Gonophoren, Ellipsoid und Kugel, je nach seiner Größe wiederholt.

Anhang.

Schneidet man alle vier oder gar fünf Gonophore eines alten Stammes basal ab, so kommt am Stamme nicht der geringste Ansatz von Regeneration zustande, sondern das Coenosark glättet sich nach der Wundheilung an den Gonophoransatzstellen. Man sollte meinen, daß der Stamm durch die Entlastung, indem er vier oder fünf Gonophore nicht mehr zu ernähren braucht, genügend Kraftüberschuß besäße, um ein Gonophor regenerieren zu können. Die Depression ist aber nach derartigen Verletzungen so stark, daß der Hydrant nach seiner Resorption überhaupt nicht wieder regeneriert wird, und daß mitunter sogar benachbarte Stämme mit in die Depression gezogen werden. Dies drückt sich dadurch aus, daß ihre Hydranten degenerieren und, was besonders wichtig ist, ihre noch nicht differenzierten Gonophore, also diejenigen ohne Glockenkern, resorbiert werden.

Isolierte ♀ Gonophore.

Vom Stamm abgeschnittene weibliche Gonophore zeigen im wesentlichen ein anderes Verhalten als die männlichen. Vom jüngsten Stadium bis zum Stadium 3 ♀ hat das somatische Plasma der isolierten Gonophore zwar die Kraft zur Wundheilung und Regulation, es kann sich auch eine Zeitlang nach der Isolation am Leben erhalten, und zwar je älter es ist, desto länger. Schließlich aber geht es doch zugrunde, nachdem es vorher das Bestreben gezeigt hat, aus der Gonotheka herauszukriechen. Die Eizellen reifen, solange das somatische Plasma lebt und auch noch kurz nach dessen Tode weiter, was man ohne weiteres an ihrer Größenzunahme erkennt; sehr lange können aber auch die Eier das somatische Plasma nicht überleben. Die Verhältnisse ändern sich mit dem Alter der abgeschnittenen Gonophore. Denn damit wächst die Fähigkeit der Eier, auch ohne den Stamm weiter zu leben; und da die Eizellen schließlich eine an und für sich nicht mehr lange Zeit bis zur völligen Reife gebrauchen, so kommen sie bald dazu, sich in reifem Zustande aus dem Verbande mit dem Gonophor zu lösen. Diese »Reife« habe ich nur aus Größenvergleichungen der Eier erkennen können. Die Eier treten einzeln aus dem Gonophor oder dessen Zerfallsprodukten und werden bei jünger abgeschnittenen Geschlechtsorganen von der noch geschlossenen Gonotheka festgehalten, so daß sie umkommen müssen; bei älteren Gonophoren vermögen sie durch den Gonothekenmund ins Freie zu gelangen. Das somatische Plasma zerfällt auf jeden Fall; bei sehr reif abgeschnittenen Gonophoren vermag es sich, ebenso wie bei alten männlichen Gonophoren, noch lange Zeit zu erhalten. Es stolonisiert aber nie.

Man sieht aus dem Vorhergehenden, daß dem weiblichen Gonophor eine selbständige Lebenskraft nicht zukommt. Dies ergibt sich auch in ihrem Verhalten mit Stücken vom Coenosarkrohr. Wenn sie mit solchen in Verbindung sind, verhalten sie sich genau so, wie wenn dies nicht der Fall wäre; d. h. die Eier reifen je nach ihrem Alter eine kürzere oder längere Zeit und die Gonophore zerfallen unbekümmert um das Stammcoenosark. Dieses kommt infolgedessen auch nie dazu, jüngere Gonophore zu resorbieren, wie bei männlichen Geschlechtsorganen. Ebenso fällt ein Einfluß von älteren auf jüngere Gonophore fort, der durch das Stammcoenosark vermittelt würde.

Pfropfungen habe ich mit weiblichen Gonophoren unter An-

wendung großer Sorgfalt versucht. Als einziges Resultat erreichte ich, daß das Ektoderm beider Teile miteinander verschmolz; nach kurzer Zeit erfolgte aber stets wieder Trennung, worauf die Gonophore starben.

Zusammenfassung über die Regeneration weiblicher Gonophore.

Die Übereinstimmung des regenerativen Verhaltens weiblicher und männlicher Gonophore am Stamm ist sehr groß, wenn wir vorläufig noch von dem einzigen Fall der Regeneration eines Gonophors vom Stadium 2 ♂ absehen wollen. Einzig unterscheidend ist nur, daß bei weiblichen Gonophoren die Eier schon in etwas jüngeren Stadien die Tendenz haben, durch jeden gebotenen Ausschlupf ins Freie zu gelangen, als dies bei den Spermatozoen der männlichen Gonophore der Fall ist.

Ganz abweichend von den männlichen verhalten sich dagegen die weiblichen Geschlechtsorgane in isoliertem Zustande. Hier zeigt es sich, daß ihnen jede selbständige Lebenskraft fehlt, daß sie weder imstande sind, sich zu Mutterkugeln umzuwandeln oder zu stolonisieren, noch sich weiter fortzuentwickeln. Sie können sich einige Zeit nach der Isolation am Leben erhalten, jedoch zeigen sie dabei keine Spur von aktivem Leben. Die Eier wachsen und treten wahrscheinlich auch ohne jedes Dazutun des Gonophors aus.

Die Beeinflussung der Gonophorregeneration durch die Wundreizdepression.

Für die Deutung und anschauliche Darstellung der so komplizierten Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Pachycordyle fusca* ist ein Schlüssel in der Wundreizdepression vorhanden. Ich habe schon oben erwähnt, daß auch auf die Operation an den Gonophoren hin diese Depression auftritt. Sie äußert sich so wie die Depression nach Operationen an Hydranten, d. h. vor allem in einer Resorption des zu dem betreffenden Stamm gehörigen Hydranten.

Die Depression, die nach Wundreiz am Hydranten auftritt, wirkt hindernd auf die Entstehung der Geschlechtsknospen, woraus man vermuten kann, daß auch die Depression nach Gonophorverwundung störend auf die Gonophore einwirkt. Dies ist in der Tat der Fall. S. 399 habe ich gesagt, daß nach der Operation eines Gonophors auch die an dem betreffenden Stamme befindlichen, noch nicht differenzierten, also jüngsten Gonophore resorbiert werden; unter

Umständen kann dies auch mit noch älteren Knospen geschehen (S. 400). Außerdem werden, wenn man die Wirkung der Wundreizdepression verstärkt, indem man alle Gonophore eines Stammes zugleich abschneidet, sogar die undifferenzierten Gonophore der benachbarten Stämme zur Resorption gezwungen.

Trotz des Überleitens auf die benachbarten Teile zeigt sich die Depression also in ihrer Wirkung als ungemein stark. Um so kräftiger muß sie daher auf das operierte Objekt selber einwirken. Dies läßt die Vermutung auftauchen, daß die Wundreizdepression die Ergebnisse meiner Regenerationsversuche in ungünstigem Sinne beeinflußt hat.

Das Auftreten der Depression an dem operierten Gonophor äußert sich zunächst in der Resorption des Stumpfes, der eventuell am Stamme zurückbleibt.

Einen Beweis dafür, daß tatsächlich die Wundreizdepression der Gonophorregeneration hindernd in den Weg tritt, finden wir in dem einzigen Falle der Regeneration eines männlichen Gonophors. — Wie wir schon wissen, erfolgt auf mechanische Eingriffe am Stamm hin keine Depression, was sich schon äußerlich sichtbar darin zu erkennen gibt, daß der zugehörige Hydrant nicht resorbiert wird. Dieser Umstand wurde in dem Falle der erfolgten Regeneration dazu benutzt, trotz der gewaltsamen Entfernung des Gonophors einer Wundreizdepression zu begegnen, indem die dem Gonophor benachbarten Partien des Stammes entfernt wurden. Dadurch wirkte die ganze Operation so wie eine ledigliche Verwundung des Stammes. Der Erfolg war der, daß die Resorption des Hydranten ausblieb — ein sicheres Zeichen auch für das Ausbleiben der Depression —, und daß das Gonophor regeneriert wurde. Danach muß man annehmen, daß dem Stamm prinzipiell die Kraft zur Regeneration der Gonophore nicht fehlt, und daß für gewöhnlich die Wundreizdepression die Regeneration verhindert.

Da nun am Stamm nach dem Abschneiden eines Gonophors eine Depression auftritt, muß sie ebenso an dem abgeschnittenen Gonophor selbst wirksam sein. Bei den weiblichen isolierten Gonophoren äußert sie sich wirklich stets in einem direkten Absterben (vgl. isolierte Hydranten); ebenso bei den halb abgeschnittenen männlichen. Nur ganze männliche Gonophore unterliegen der Depressionswirkung nicht, wahrscheinlich, weil sie zu kräftig dazu sind, wie auch unverletzte ältere Gonophore, weibliche wie männliche, am Stamm der Depressionswirkung zu widerstehen wissen. Es will scheinen, als

ob die Verbindung der Gonophore mit dem Gewebe ihres Ansatzstieles ihnen hilft, diese individuelle Kraft zu verstärken. Das Stielgewebe kann mitunter auch dem somatischen Gewebe eines halben männlichen Gonophors dazu verhelfen, sich trotz der Wirkungen der Wundreizdepression in eine stolonisierende Mutterkugel umzuwandeln.

Warum tritt nun aber nach der Resorption des Gonophorstumpfes keine Regeneration ein, wie beim Hydranten? Es sei mir gestattet, zur Beantwortung dieser Frage etwas weiter auszuholen. Wir sahen, daß die Depression nach Eingriffen in das Stammgewebe — wenn sie überhaupt vorhanden ist — keine sichtbaren Wirkungen am Hydranten hervorruft; daß auf eine Operation des Hydranten hin Resorption des Hydrantenstumpfes und Verhinderung der Neubildung von Gonophoren resultiert; auf eine Operation an einem Gonophor aber tritt eine prompte Resorption des Hydranten ein, der Stumpf des Gonophors selber und noch nicht differenzierte Gonophore der Nachbarschaft werden rückgebildet. Die Depression nach einer Verwundung des Gonophors ist nun nicht nur an und für sich die weitgehendste, sondern sie wirkt auch auf Gonophore am stärksten ein. Der Stamm wird durch Wundreizdepression nicht berührt; der Hydrant unterliegt ihr am leichtesten, aber er wird auch am leichtesten regeneriert; Gonophore unterliegen ihr nur sehr schwer, und je älter sie sind, desto mehr sträuben sie sich gegen die schädigenden Einflüsse. Doch wenn die Operation an ihnen selbst erfolgt, so hilft ihnen ihr Sträuben nichts, sie verfallen der Depressionswirkung; ausgenommen sind hiervon vielleicht sehr alte Gonophore, bei denen sich solche Wirkungen nicht feststellen lassen, da sie ihren Hoden und ihre Eier entleeren, und deshalb schon an und für sich resorbiert werden müssen. Wenn nun aber einmal ein Gonophor der Wundreizdepression unterliegt, dann ist ihre Wirkung auch um so nachdrücklicher und länger anhaltend.

Wir sehen also, daß, je einfacher ein Gewebe ist, es zwar desto leichter der Wundreizdepression unterliegt, aber auch um so schneller der Wirkung wieder entgeht, und daß diese um so schwerer ist, je differenzierter das Gewebe.

Nach dem Abschneiden eines Gonophors oder nach der Resorption des Stumpfes — ausgenommen bei den sehr alten Gonophoren, deren Geschlechtsprodukte bereits reif waren — wird vom Stamm eine kugelförmige Knospe regeneriert (Fig. 23), deren Zusammensetzung seinem eigenen Gewebe entspricht und die deshalb der Wirkung der Wundreizdepression nicht unterworfen ist. Diese

Kugel wächst zu einer ganz stattlichen Größe an, dadurch anzeigend, daß der Stamm regenerationsfähig ist. Eine Glockenkerndifferenzierung aber kann in dem Gebilde nicht auftreten, weil dann auf das differenzierte Organ sofort die noch bestehende Wundreizdepression resorbierend einwirken würde, die vorhanden ist, trotzdem sie sich am Stamme selbst nicht äußert. Also verhindert die Depression die Differenzierung des Regenerates und das Gebilde wird später resorbiert, da es zwecklos ist; heteromorphe Regenerate vermag der Stamm nicht zu bilden, wovon ich mich überzeugte, indem ich Kontaktwirkungen auf die undifferenzierten Regenerate versuchte; sie hatten keinen Erfolg. Die gegen eine Differenzierung des Regenerates wirkende Wundreizdepression wird noch durch die Tatsache unterstützt, daß zu jeder Änderung der Gewebestruktur eines Gonophors eine besondere Energie oder Energiespannung nötig ist, wie ich es oben an der Hand einer Kurve festgestellt habe. Es ist sehr bedauerlich, daß die jüngeren Stadien sich dabei nicht genau verfolgen ließen. Ich bin jedoch davon überzeugt, daß vor dem Auftreten des Glockenkernes in einem jungen Gonophor das Wachstum ebenfalls einen Stillstand oder eine Schwächung zeigt.

Daß etwa die Eizellen durch ihr Fehlen eine hemmende Wirkung auf das Regenerat ausüben, ist nicht möglich, wenn man bedenkt, daß sie erst nach Bildung des Glockenkernes in das Gonophor einwandern; außerdem geht das noch aus dem einzigen Fall von Regeneration eines männlichen Gonophors hervor.

Man könnte einwenden, daß nach Ablauf der Depressionswirkungen Regeneration eintreten müßte. Dabei muß man aber berücksichtigen, daß die allgemeinen Wachstumsgesetze mit der Zeit sich geltend machen, nach denen neue Gonophore stets zwischen der Basis des Hydranten und dem Stamm angelegt werden.

Aus der Wirkung der Wundreizdepression auf differenzierte Gewebe könnte man das Rückdifferenzieren jüngerer isolierter Gonophore zu Mutterkugeln erklären. Es würde dies jedoch zu rein spekulativen Gedankengängen führen, welche ich vermeiden möchte.

Die eigenartigen Wirkungen der Wundreizdepression lassen trotz meiner vielen Versuche nur die eine feste Tatsache zu, daß junge männliche Gonophore vom Stamme regeneriert werden können. Es scheint dies ebenso bei weiblichen Gonophoren zu sein, obgleich diese sich als wesentlich schwächer erwiesen haben als männliche. Ob die Gonophore selbst imstande sind, verlorene Stücke zu regenerieren, läßt sich bisher noch nicht feststellen; eine große Regulationsfähigkeit besitzen sie.

Versuche über die Ursachen von Depressionserscheinungen.

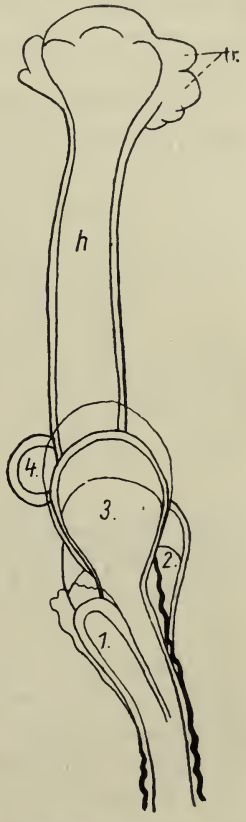
Zu den folgenden Versuchen auf Depressionswirkungen hin benutzte ich außer den Tieren der geschlechtlichen weiblichen Kolonie, mit denen die Regenerationsversuche angestellt wurden, auch noch zur Kontrolle die Tiere einer Kolonie, die sich gerade zwischen zwei Geschlechtsperioden befanden und daher steril waren.

Diese Versuche wurden zur Prüfung der Ursachen für die Aquariumsdepression und zum Vergleich mit den Wirkungen der Wundreizdepression ausgeführt.

Sauerstoff- und nahrungsfreies Wasser: Seewasser wurde genügend abgekocht, so daß alle Luft daraus entfernt wurde und etwaige Nahrungstiere (Copepoden usw.) sowie alle schädlichen Keime getötet wurden. Dann wurde das Wasser filtriert. Der durch das Verdampfen des Wassers verursachte höhere Salzgehalt wurde durch Zusatz von destilliertem Wasser wieder ausgeglichen. Das Gefäß, in das die Tiere gesetzt wurden, wurde gut abgeschlossen und an einen hellen Platz in ein großes Bassin mit fließendem Wasser — zur Erhaltung der gleichmäßigen, gewohnten Temperatur — gestellt, wobei sein Rand sich über dem Wasserspiegel befand.

Die an den Gonophoren ausgeführten Versuche verliefen ebenso wie in dem gewohnten Wasser, nur blieb die Regeneration einer zweischichtigen Hohlkugel bei ganz abgeschnittenen Gonophoren aus. Wundheilung, Reparation usw. verliefen normal.

Fig. 22.



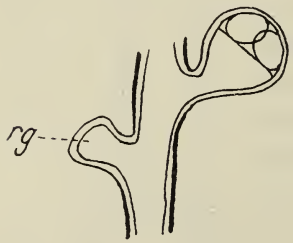
Degeneration eines Blastostyls in sauerstoff- und nahrungsfreiem Wasser. *tr* Tentakelreste; *h* Hydrant. Die Zahlen geben das Alter der Gonophore an. Vergr. 39fach.

Dagegen zeigten die Hydranten in ihrer sofort einsetzenden Degeneration ein vom Bisherigen abweichendes Verhalten. Wie ich es früher schilderte, verläuft die Degeneration bei Aquariumsdepression so, daß die Tentakel in die Resorption nicht mit einbegriffen werden. Hier in dem sauerstoff- und nahrungslosen Wasser wurden die Tentakel ohne den Zerfall in Flockenmassen ganz re-

sorbiert; dabei zeichneten sie sich stets durch eine straffe, glatte Oberfläche aus. Nach der Resorption der Tentakel ging die des Hydranten, vom distalen Ende beginnend, vor sich. Das Ektoderm nahm ein flockiges Aussehen an, aber auch immer unter straffer, glatter Oberfläche. Das Übergehen des schlanken Hydrantenleibes zur Kugelform, das bei natürlicher Depression charakteristisch ist, trat hier nie ein (Fig. 22). Die Resorption der sterilen Hydranten trat schneller ein, als die der Stämmchen mit Gonophoren. Die Degeneration der Hydranten dauerte länger, als die bei natürlicher Depression.

Außerdem ergab sich noch etwas Merkwürdiges: Gleichzeitig mit den Hydranten wurden auch alle Gonophore resorbiert, und zwar ohne Unterschied des Alters.

Fig. 23.



Regeneration einer zweischichtigen Hohlkugel für ein ganz abgeschnittenes weibliches Gonophor vom Stadium 3. *rg* Regenerat zur Zeit seiner größten Entwicklung. Vergr. 39 fach.

Wurden die Tiere in frisches Wasser gebracht, so regenerierten die Hydranten sofort wieder. Die Neubildung der Gonophore aber ließ eine lange Zeit auf sich warten.

Abstehendes Wasser: Da die eben geschilderten Versuche so interessant in bezug auf die Degeneration verlaufen waren, wiederholte ich sie, indem ich die Tiere nicht durch so schroffen Übergang in ein schlechteres Medium führte, sondern ganz allmählich das Wasser sich durch Abstehen verschlechtern ließ.

Auch hier verliefen die Regenerationsversuche an den Gonophoren in der gewohnten Weise; es entstanden auch für ganz abgeschnittene Gonophore kleine, undifferenzierte Regenerate. Die Degeneration der Hydranten setzte nicht sofort ein, sondern erst nach zwei Tagen, abgesehen von den Hydranten, die zu einem operierten Gonophor gehörten. Hier in dem stagnierenden Wasser trat nun wieder die gewohnte Degeneration wie bei natürlicher Depression mit Zerfall der Tentakel und Kugelbildung ein.

Auch die Resorption der nicht operierten Gonophore blieb aus. Nur die jüngeren freilich, die bei einsetzender Hydrantenresorption das Alter des Stadiums 2 ♀ noch nicht überschritten hatten, wurden resorbiert. Alle andern aber zeigten die merkwürdige Erscheinung der Frühreife. Ohne an Größe noch etwas zuzunehmen, formten sie sich zu dem Habitus des Stadiums 5 ♀ um, indem sie einen schlanken

Basalteil und einen kugelförmigen mit der Keimzone ausbildeten. Es trat bei ihnen auch ein Gonophormund am distalen Pol auf, durch den die Eier, wenn sie sich auch noch auf verschiedenen Größenstufen befanden, ins Freie gelangten, wobei sie zunächst auch außen an der Gonotheka haften blieben. So fand ich Gonophore, die dem Aussehen nach sehr reif waren, aber an Größe weit hinter der Hälfte des Normalmaßes zurückstanden. Ob ihre Eier zur Weiterentwicklung fähig sind, kann ich nicht angeben, weil mir die Spermatozoen zur Befruchtung fehlten.

Dunkelheit: Den Einfluß des fehlenden Lichtes auf *Pachycordyle fusca* hielt ich für bedeutungsvoll, namentlich wegen des Vorhandenseins der pflanzlichen Symbionten. Ich führte die Operationen an den Geschlechtsorganen bei sehr schwachem, künstlichem (blauem) Lichte aus, bei welchem ich auch die täglichen notwendigen Beobachtungen vornahm. Während der übrigen Zeit wurden die Tiere in einem Gefäß mit ständiger Wasserzirkulation gehalten, das sorgfältig gegen jedes Eindringen des Lichtes geschützt war.

Hier verliefen die Operationsversuche völlig so, wie wir es unter normalen Aquariumsbedingungen gesehen haben. Depressionen an den Hydranten traten auf die Operationen hin fast immer ein; für ganz abgeschnittene Gonophore wurde eine zweischichtige Hohlkugel regeneriert.

Von den sterilen Hydranten degenerierten nur 3 (etwa 20%) und zwar auf dieselbe Art, wie die in sauerstoff- und nahrungsfreiem Wasser.

Die Zooxanthellen in den Hydranten und Stämmen wanderten unter dem Einfluß der Dunkelheit allmählich nach den Oralgegenden der Hydranten, und drängten sich dort zusammen. Daher sahen die Hypostome und die Stellen, an denen die Tentakel ansetzen, bald fast schwarz aus, während die andern Teile der Hydranten und der Stämme — in geringerem Maße auch die Stolone — fast völlig von den Algen entblößt waren und hell aussahen. Als nach einiger Zeit die Geschlechtsperiode der bis dahin sterilen Kolonie einsetzte, traten auch an allen Stämmchen dieser Kolonie in dem Dunkelbehälter Gonophore auf und entwickelten sich normal. So lebten die Kolonien auch in der völligen Dunkelheit vorzüglich, und nur wenige der Stämmchen starben ab; die drei degenerierten Hydranten wurden nicht wieder neu gebildet.

Nach 8 Tagen war nun bei den meisten Hydranten die Zahl der Zooxanthellen in der Oralgegend bedeutend kleiner geworden, und

einen Tag später bestand die Ansammlung der Algen an jener Stelle nicht mehr; dafür waren im Mauerblatt der Hydranten und in den Stämmen wieder etwas mehr von ihnen zu sehen, bei weitem aber nicht so viel wie in normalen Verhältnissen. Wie diese Umwandlung vor sich ging, konnte ich nicht direkt beobachten. Es ist jedoch nur eine Erklärung hierfür möglich: die zusammengedrängten Zooxanthellen verließen den Hydranten durch die Mundöffnung bis auf die, die in den Entodermzellen des Hypostoms saßen. Diese zurückgehaltenen verteilen sich nach Beseitigung des Druckes wieder in den anderen Gewebeteilen. Ganz von Zooxanthellen entblößt wurde kein Hydrant. Einen Monat lang wurden die Tiere in der Dunkelheit gehalten. Sie lebten normal, bis sie durch andere Einflüsse zur Degeneration gezwungen wurden.

Kälte: Die Temperatur des Aquariumwassers schwankte in der Zeit, in welcher ich mich mit *Pachycordyle* beschäftigte, zwischen 14 und $15^1/_2$° C. Die Temperatur im Golfe selbst war ungefähr ebenso hoch. In den Kellergängen um das Neapler Aquariumsgebäude, die sehr hell sind, war die Temperatur stets niedriger Um die Wirkung geringerer Temperaturen auf die Kolonien zu beobachten, richtete ich für zwei große Glasgefäße einen Kasten ein, der gegen Temperaturschwankungen möglichst schützte, und setzte diesen mit den Tieren in den Kellergang. So erreichte ich eine niedrige Temperatur, deren Schwankungen nicht einmal so groß waren als die des Bassinwassers. Alle 24 Stunden wurden die Tiere in frisches Wasser gesetzt, das in dem zweiten Glase vorher auf die gleiche Temperatur gebracht wurde. Die erniedrigte Temperatur schwankte zwischen 12,5 und 13° C. Selbstverständlich wurden die Tiere im Anfang der Versuche sehr allmählich in die geringere Temperatur übergeführt.

Die Regenerationsversuche verliefen auch hier genau so wie im Aquarium. Die Hydranten der geschlechtlichen und der sterilen Kolonie erschienen anfänglich etwas matt, doch zeigten sie noch keinerlei Degenerationserscheinungen. Nach 2 Tagen erst wurden alle Hydranten auf normale Weise resorbiert (Zerfall der Tentakel, usw.). Sie regenerierten nicht wieder. Darauf wuchsen am Ende des Grasstückes die Stolone stark an, und später — nach 7 Tagen — entstanden hier neue Stämmchen, die nicht degenerierten. Erst in wärmerer Temperatur regenerierten die Hydranten der andern Stämme wieder.

Die Gonophore an den Stämmen wurden von den ganzen Vorgängen nicht beeinflußt.

Wärme: In einem großen Glasgefäße wurde die Wassertemperatur auf etwa 20° C. erhalten, gegenüber den 14—15½° im Bassin. Das Wasser wurde täglich gewechselt.

Es trat hier dieselbe Wirkung wie bei Kälte ein: die Polypen waren zunächst schwach und wurden nach 2 Tagen resorbiert. Sie wurden auch in der erhöhten Temperatur nicht wieder regeneriert. Abweichend von dem Verhalten in niedriger Temperatur ist ein etwas beschleunigtes Wachstum der Gonophore, das ich hier deutlich wahrnehmen konnte.

Gleichzeitige Polypensektion: Wir wissen, daß auf eine Verwundung am Gonophor hin bei männlichen Gonophoren stets, bei weiblichen in den meisten Fällen, eine Depression auftritt, die sich an den Hydranten sichtbar äußert. Es kam mir nun darauf an, festzustellen, ob diese Depression auch eintritt, wenn man den Hydranten verwundet. Leider hatte ich, als ich zu diesen Versuchen schritt, keine undifferenzierten, jungen Geschlechtsorgane mehr, die nach den bisherigen Erfahrungen bei Wundreizdepressionen resorbiert werden. Ich mußte mich darauf beschränken, zu erfahren, ob eine Operation an dem Hydranten eines Stämmchens, dessen Gonophore auch operiert sind, die Depressionswirkungen verstärkt; dies würde sich z. B. in einer beschleunigten Resorption des Gonophorstumpfes äußern können.

Tatsächlich beobachtete ich, wenn ich ein Gonophor halb abschnitt und gleichzeitig dem dazu gehörigen Hydranten z. B. das Hypostom abschnitt, daß der Stumpf des Gonophors und der des Hydranten in merklich beschleunigter Weise resorbiert wurden, und daß der Hydrant nicht mehr die Kraft besaß, zu regenerieren.

Verdünntes Seewasser: Als ich daran ging, die Vorteile, die verdünntes Seewasser bekanntlich auf die Regeneration hat, und die sich mir zum Teil auch bei *Podocoryne carnea* bestätigt haben, zu prüfen, namentlich, um eventuell mit ihrer Hilfe die Depression nach Wundreiz zu vermeiden, waren sämtliche Tiere schon zu sehr von dem Aufenthalt im Aquarium angegriffen; sie gingen damals alle zugrunde. Neue Kolonien fand ich darauf nicht mehr.

Die Depressionserscheinungen.

Ich habe mich bemüht, nach Möglichkeit die Gesetze zu finden, die das Leben der *Pachycordyle fusca* regulieren, indem ich alles berücksichtigte und abstrahierte, was das Aquarium und andere Umstände dazutun. Neben der reinen Beobachtung versuchte ich durch

Experimente zu finden, was auf den ersten Blick nicht klar liegt. Die Verhältnisse sind so kompliziert, daß ich erst bei einer genauen Durcharbeitung meiner Aufzeichnungen ein klares Bild von dem gewinnen konnte, was ich bisher ausgeführt und was ich im folgenden noch einmal zusammenstellen will. Aus diesem Grunde weisen meine Versuche manche große Lücke auf, wenn sie auch von vornherein durch eine gewisse planmäßige Anlage die Gewähr eines Erfolges boten.

Wenn ich nun zu den nachfolgenden und den schon verzeichneten Ergebnissen gekommen bin, so muß ich betonen, daß ich zu ihnen nicht in deduktiver Methode, sondern auf eine völlig induktive Weise gelangte. Wie gesagt, habe ich meine Ansichten klar und richtig noch nicht einmal während der Versuche bilden können, sondern erst hinterher nach langer gewissenhafter Prüfung und Zusammenstellung aller Ergebnisse und der dabei mitspielenden Faktoren. Ich bringe die nachfolgenden Ansichten mit um so größerer Berechtigung, als auch nicht eine meiner Beobachtungen ihnen widerspricht oder sich nicht mit ihnen decken läßt.

Aquariumsdepression: Die Verhältnisse des Aquariums sind für *Pachycordyle* nicht ganz normal und wirken daher nach einiger Zeit deprimierend. Dies äußert sich in der Degeneration der Hydranten, die, einmal erfolgt, sich in immer kürzeren Zwischenräumen wiederholt, bis schließlich die Wirkung der Depression so weit geht, daß der Stamm nicht mehr imstande ist, den Hydranten zu regenerieren und er in latentem Zustande verharren muß. Diese Art der Depression habe ich »Aquariumsdepression« genannt.

Wie wir sahen, hat sie keinen Einfluß, weder fördernden noch hemmenden auf Anlage, Wachstum oder Regeneration der Gonophore. Ebenso wirkt sie wahrscheinlich auch nicht verändernd auf die Vorgänge bei der Keimzellbildung ein. Nur dann, wenn sie so weit vorgeschritten ist, daß sie den Stamm zu latentem Leben zwingt, veranlaßt sie eine Frühreife der Gonophore; und wenn ihre Wirkung einmal so weit geht, daß sie den Stamm gar zu völliger Resorption bringt, werden auch die Gonophore mit resorbiert.

Im übrigen hat die Aquariumsdepression keinen Einfluß auf das Leben des Stammes, abgesehen von ihrer letzten Wirkung. Selbst die Regeneration abgeschnittener Hydranten ist völlig unabhängig von ihr, falls sie in ihrer Wirkung nicht zu weit vorgeschritten ist.

Schädliche Einflüsse: Die Versuche, die ich über die Wirkung der verschiedenen schädlichen Einflüsse anstellte, ergeben eine

dritte Art der Depression, die sich am stärksten bei der Einwirkung von sauerstoffreiem Wasser zeigt (dem Nahrungsmangel schreibe ich in der kurzen Wirkungszeit keine Bedeutung zu). Dabei treten Erscheinungen auf, die man direkt als Vergiftung bezeichnen könnte. Der Hydrant degeneriert auf eine andere Art und Weise als bei Aquariums- und Wundreizdepressionen, und alle Gonophore werden ohne Unterschied des Alters resorbiert. Naturgemäß bleibt in sauerstoffreiem Wasser auch die Regeneration der zweischichtigen Hohlkugel für ein abgeschnittenes Gonophor aus.

Wenn man dieselben Einflüsse einwirken läßt, jedoch nicht in plötzlichem Wechsel, sondern in langsamem Übergang aus den normalen Bedingungen, wie es durch das Abstehen einer beschränkten Wassermenge sehr gut erreicht wird, so treten die Vergiftungserscheinungen in sehr viel schwächerem Maße auf. Die Hydranten werden wieder resorbiert, wie es bei der Aquariums- und Wundreizdepression üblich ist; von den Gonophoren werden nur die jüngsten zur Resorption, alle andern dagegen zur Frühreife gezwungen. Auf die Operation von Gonophoren erfolgt das gewohnte Verhalten.

Wenn nun, was ich oben zu erwähnen versäumt habe, angeführt wird, daß die Hydranten in dem stagnierenden Wasser nicht wieder regeneriert werden, und wenn man die Resorption der jungen Gonophore bedenkt, so muß man sich sagen, daß zwischen der Depression in stagnierendem Wasser und der in sauerstoffreiem Wasser Ähnlichkeiten bestehen. Wie das abstehende Wasser nur eine Abschwächung derselben Wirkungen bedeutet, welche das sauerstoffreie Wasser hervorbringt, so ist auch die Depression in dem ersteren Medium nur eine schwächere Modifikation der Depression in sauerstoffreiem Wasser.

Zwischen der Depression in stagnierendem Wasser aber und den letzten Wirkungen der Aquariumsdepression besteht kein wesentlicher Unterschied. Aus dieser Beziehung ersieht man mit aller Deutlichkeit, daß die Aquariumsdepression in der Tat nichts anderes ist, als der Ausfluß der Umgebungsänderung im Aquarium gegenüber der freien See.

Der dabei in erster Linie wirkende Faktor wird wohl der geringere Sauerstoffgehalt in dem Wasser der kleinen Becken sein. Aus meinen Versuchen geht aber hervor, daß man auch den Temperaturwechsel nicht unberücksichtigt lassen darf; denn durch diesen wird ebenfalls eine Depression hervorgerufen, die der Aquariumsdepression sehr ähnlich ist. Daß es nicht die absolute höhere oder

niedrigere Temperatur ist, die wirkt, sondern nur ihr Wechsel, ist aus der Bildung neuer Stämme in der geänderten Temperatur ersichtlich. Das Licht scheint nur einen unwesentlichen Einfluß auf *Pachycordyle* zu besitzen.

Es ist noch zu erwähnen, daß bei meinen Versuchen mit den verschiedenen äußeren Einflüssen, ebenso wie bei der Aquariumsdepression, die Wundreizdepression ganz selbständig auftritt und scharf von der ersteren zu trennen ist.

Wundreizdepression: Aus der Beobachtung der isolierten Teile des Stammes wissen wir, daß in der bestehenden gegenseitigen Beinflussung am schwächsten die Hydranten sind, daß nach ihnen jüngere Gonophore und dann das Stammcoenosark kommen, und daß alte Gonophore am stärksten sind. Übereinstimmend hiermit sind die Abstufungen, in denen die Wundreizdepressionen auf die einzelnen Teile des Hydrocaulus einwirken. Diese Wirkungen sind am ersten am Hydranten sichtbar, welcher ja so empfindlich ist, daß er auch der bei weitem schwächeren Wirkung der Aquariumsdepression ständig unterliegt. Sehr junge Gonophore werden durch die Wirkung einer stärkeren Wundreizdepression angegriffen; immer wird ihre Bildung durch eine solche verhindert. Am Stamm werden die Wirkungen der Depression nicht sichtbar. Auch ältere Gonophore erweisen sich als höchst resistent, außer wenn sie selbst verletzt sind. Trotzdem die Wirkung der Wundreizdepression sich am Stamm und auch an dem Stolonengewebe nicht sichtbar äußert, ist sie doch vorhanden und kann von beiden relativ weit auf empfindlichere Gewebeteile übertragen werden.

Die Wirkungen der Wundreizdepression werden nicht nach allen Operationen gleichmäßig sichtbar, sondern sie wechseln in ihrer Stärke je nach der Differenzierung des zerstörten Teiles. Nach Verletzungen des Stammes treten sie gar nicht auf, nach Verletzungen der Gonophore am stärksten.

Daß die Depressionen nach Verwundung des Hydranten und nach Verwundung des Gonophors identisch sind, geht daraus hervor, daß sie sich verstärken, wenn sie zu gleicher Zeit an einem Stamme auftreten.

Ich habe oben bereits ausgeführt, daß diese überraschenden Wirkungen der Depressionen auf mechanische Eingriffe hin dazu dienen, daß wir von der Regenerationskraft der Hydranten wie auch der Gonophore ein falsches Bild bekommen. Wir können uns über die regenerativen Verhältnisse nur dann Klarheit verschaffen, wenn

es gelingt, die Wirkungen der Wundreizdepression aufzuheben. Mir ist dieses am Hydranten und auch in einem Falle an einem Gonophor geglückt.

Trotzdem alle meine experimentellen Resultate und meine Beobachtungen sich mit den Wirkungen der Depression nach Wundreiz decken und durch diese sich erklären lassen, liegt die Vermutung nahe, daß es nicht nur die Wirkung dieser Depression ist, die allein die Regeneration beeinflußt, sondern daß noch weitere Faktoren dabei mitsprechen, und daß die Verhältnisse noch weit komplizierter liegen, als ich vorläufig angeben kann.

Wenn dies aber der Fall ist bei einem Tier, das in seinen Lebensäußerungen auf den ersten Blick so einfach erscheint, wie ein Hydroidpolyp, um wie viel komplizierter werden da nicht die Verhältnisse bei höher organisierten Tieren liegen, bei denen wir bisher ebenfalls gewohnt waren, die wirkenden Faktoren als äußerst einfach anzunehmen. In meinen Beobachtungen liegt vielleicht das Fragment eines Grundgedankens zur Revision unserer Ansichten über die Regeneration im Tier- und Pflanzenreich überhaupt, die eine Beurteilung der bisher gemachten experimentellen Erfahrungen von einem völlig andern Gesichtswinkel aus verlangt.

Ich werde die bei *Pachycordyle fusca* gewonnenen Erfahrungen in bezug auf die Beurteilung der Regeneration der Gonophore bei den Hydroiden erst am Schlusse des zweiten Teiles dieser Arbeit nach Darlegung der Experimente mit den Thekaten zur Geltung bringen.

Es seien diese Erfahrungen hier nur in bezug auf die Regenerationskraft der Hydranten angewandt. Man ist bisher der Ansicht gewesen, daß Hydranten im allgemeinen basalwärts keine Stolone regenerieren können; als Ausnahme war nur *Cordylophora lacustris* (24) bekannt, und ich fand dies auch noch bei *Eudendrium* (S. 353). Mir scheint damit Hand in Hand zu gehen, daß meines Wissens nur diese beiden Formen es sind, die Teile ihres Hydranten direkt regenerieren können, ohne vorherige Autotomie oder Resorption des Stumpfes. Meine Erfahrungen an *Pachycordyle* belehren uns nun, daß *Cordylophora* und *Eudendrium* die einzigen bisher bekannten Formen sind, bei denen die Wirkung der Depression auf operative Eingriffe am Hydranten hin nicht zu spüren sind, und bei denen daher die Regenerationskraft ungehindert zur Geltung kommen kann. Mit großer Wahrscheinlichkeit kann man annehmen, daß die Hydranten aller oder der meisten andern Hydroiden direkt

zu regenerieren und in abgeschnittenem Zustande basalwärts Stolone zu bilden vermögen, wenn man nur die Wirkung der Wundreizdepression ausschaltet.

Literaturverzeichnis.

1) Allman, Report on the present State of our Knowledge of the Reproductive System in the Hydroida. Report British Association of Science. London 1864.
2) —— A Monograph of the Gymnoblastic Hydroids. 1871.
3) Berninger, Einwirkung des Hungers auf Hydra. Zool. Anzeiger. Bd. 36. 1910.
4) Chun, Coelenterata in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. II. 2.
5) Driesch, Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. Zürich. 41. Jahrg. Jubelbd. 1896.
6) —— Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 1. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.
7) Gast und Godlewski, Die Regulationserscheinungen bei Pennaria cavolinii. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 16. 1903.
8) Godlewski jun., Zur Kenntnis der Regulationsvorgänge bei Tubularia mesembryanthemum. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 18. 1904.
9) Goette, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydroidpolypen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 87. 1907.
10) Graeffe, Biologische Notizen über Seetiere der Adria. 2. Triest. Estr. dal Bollet. d. Soc. adriatica disc. natur. Vol. 8. Fasc. 1. 1883.
11) Hadži, Vorversuche zur Biologie von Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22. 1906.
12) —— Rückgängig gemachte Entwicklung einer Scyphomeduse. 1. Mitteilung. Zool. Anzeiger. Bd. 34. 1910.
13) —— Die Reduktion des Scyphopolypen und der Ephyra von Chrysaora. VIII. intern. Zool.-Kongreß. 1912.
14) Hargitt, C. W., Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitteil. d. Zool. Station Neapel. Bd. 16. 1903/4.
15) Hazen, Regeneration in Hydractinia and Podocoryne. American Naturalist. Vol. 36. 1902.
16) Hertwig, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Zentralbl. Bd. 26. 1906.
17) Korschelt, Regeneration und Transplantation. Jena 1907.
18) Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 4. Lief. 2. Hälfte. 1910.
19) Kühn, Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen, Ontogenese und Phylogenese der Hydroiden. II. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 30. 1910.
20) Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitteil. d. Zool. Station Neapel. Bd. 19. 1910.
21) Morgan-Moszkowski, Regeneration. Leipzig 1907.
22) Morse, The Autotomy of the Hydrant of Tubularia. Biol. Bull. Woods Hole. Vol. 16. 1909.

23) Peebles, Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 10. 1900.
24) Price, On a Polystomatous Condition of the Hydrants of Cordylophora lacustris. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. 16. 1876.
25) Przibram, Experimentalzoologie. II. Regeneration. 1909.
26) Schultz, Eugen, Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung. Vortr. u. Aufs. üb. Entw.-Mech. d. Organ. Heft 4. 1908.
27) Schulze, F. E., Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.
28) Torrey, Biolog. Studies on Corymorpha. 3. Regeneration of Hydrant and Holdfast. Univ. California Publ. Zool. Vol. 6. 1910.
29) —— Biolog. Studies on Corymorpha. 4. Budding and Fission in Heteromorphic Pieces and the Controll of Polarity. Biol. Bull. Woods Hole. Vol. 19. 1910.
30) Wilson, H. V., On the Behavior of the dissociated Cells in Hydroids, Alcyonarian and Asterias. Journ. Exper. Zool. Philadelphia. Vol. 11. 1911.
31) Weismann, Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

Lebenslauf.

Ich, Herbert C. Müller, wurde am 12. Juli 1891 in Bromberg geboren und bin evangelisch-lutherischer Konfession. Mit 5 Jahren besuchte ich die Vorschule des dortigen Königlichen Gymnasiums, um 1900 auf die Sexta des Königlichen Realgymnasiums überzugehen. Ich verließ diese Anstalt mit dem Reifezeugnis zu Ostern 1909 und bezog die Universität Marburg in Hessen. Vom Sommersemester 1911 ab studierte ich darauf in Leipzig. Im Winter 1911—12 wurde ich für ein Semester von der Universität beurlaubt, um mich 5 Monate lang an der Zoologischen Station zu Neapel biologischen Studien zu widmen.

Meine Lehrer waren in Marburg: Cohen, Diels, Korschelt, Meisenheimer, Meyer, Neumann, Richarz; in Leipzig: Barth, Chun, Pfeffer, Rohn, Schaum, Steche, Wiener, Woltereck.

Es ist mir eine in hohem Maße angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem Lehrer, Herrn Geheimrat Chun für das fördernde Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte und für die gütige Verschaffung eines Arbeitsplatzes an der Zoologischen Station in Neapel meinen aufrichtigsten Dank zu sagen. Nicht minder gebührt mein herzlicher Dank den Herren Professor Dr. Woltereck und Dr. Steche für das rege Interesse und die dauernde Unterstützung, die sie mir zuteil werden ließen. Während meines Aufenthaltes in Neapel an der Zoologischen Station, ebenso wie während einiger Ferienmonate, in denen ich im Kaiser-Wilhelms-Institut in Bromberg arbeitete, unterstützten mich die dortigen Herren in der Ausführung meiner Arbeiten aufs liebenswürdigste. Auch sie seien meines Dankes versichert.

Leipzig, am 18. April 1913.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.